Bau und Mechanismus des Receptaculum seminis bei den Bienen, Wespen und Ameisen.

Mit 25 Figuren im Text und 3 Tafeln.

Inaugural-Dissertation

zur

Erlangung der Doktorwürde

einer

Hohen naturwissenschaftlich-mathematischen Fakultät

der

Albert-Ludwigs-Universität zu Freiburg i. Br.

vorgelegt von

Alexander Adam

aus Freiburg i. Br.

Freiburg i. Br. 1912.

Bau und Mechanismus des Receptaculum seminis bei den Bienen, Wespen und Ameisen.

Mit 25 Figuren im Text und 3 Tafeln.

Inaugural-Dissertation

zur

Erlangung der Doktorwürde

einer

Hohen naturwissenschaftlich-mathematischen Fakultät

der

Albert-Ludwigs-Universität zu Freiburg i. Br.

ACAD.
LUGD.BAT.
BIBL.

vorgelegt von

Alexander Adam
aus Freiburg i. Br.

Freiburg i. Br. 1912.

Referent: Se. Excellenz Prof. Dr. Weismann.

Dekan: Geh. Hofrat Prof. Dr. Himstedt.

Abdruck
aus den
Zoologischen Jahrbüchern. Bd. 35. Abt. f. Anatomie. 1912.
Herausgegeben von Prof. Dr. J. W. Spengel in Gießen.
Verlag von Gustav Fischer, Jena.

Meinen lieben Eltern

gewidmet.

Digitized by the Internet Archive
in 2026

https://archive.org/details/IA41545318_0092

Nachdruck verboten.
Übersetzungsrecht vorbehalten.

Inhalt.

A. Einleitung.
B. Material und Methode.
C. Spezieller Teil.
I. Das Receptaculum seminis der Königinnen.
a) *Apis mellifica.*
b) *Bombus.*
c) Solitäre Apiden.
d) Vespiden.
e) Formiciden.
II. Das Receptaculum seminis der Arbeiterinnen.
a) *Apis mellifica.*
b) *Bombus* und Vespiden.
c) Formiciden.
D. Allgemeiner Teil.
I. Zusammenfassung.
II. Besprechung der Resultate.

A. Einleitung.

Das Studium der Fortpflanzungsverhältnisse der sozialen Hymenopteren und die Frage nach der Geschlechtsbestimmung bei diesen

Insecten haben schon um die Mitte des vorigen Jahrhunderts das Interesse zahlreicher Forscher auf das Receptaculum seminis dieser Tiere gelenkt, jenes wichtige Organ, welches den Weibchen bei ihrer einmaligen Begattung die Aufspeicherung eines für den Bedarf während ihres ganzen Lebens ausreichenden Spermienvorrats ermöglicht. So haben vor allem SIEBOLD (1843, 1856, 1871), KÜCHENMEISTER (1857), LEUCKART (1858) und LEYDIG (1859, 1867) bei ihren Studien über die Lehre von der Befruchtung und über die Parthenogenese hauptsächlich die Bienen, daneben auch die Wespen, Hummeln und Ameisen auf den Bau ihrer Samentasche untersucht. LEUCKART (1858) machte hierbei die interessante Entdeckung, daß die Samentasche der Arbeiterinnen bei den Bienen bis zur völligen Funktionslosigkeit rudimentär geworden, bei den Ameisen sogar größtenteils vollständig verschwunden sei, während das Organ bei den Wespenarbeiterinnen und den Hilfsweibchen der Hummeln zwar etwas kleiner als bei den Königinnen, aber in unveränderter Form und völlig funktionsfähig vorhanden sei. Ferner stellte LEUCKART am Samengange das Vorhandensein eines Muskelapparats fest. Er fand hier „eine ziemlich dichte und dicke Schicht von deutlich quergestreiften Ringmuskelfasern, die an der Insertionsstelle der Anhangsdrüsen beginnen und bei der Biene fast bis in die Mitte des Samengangs, bei den Wespen noch weiter, weniger weit bei *Bombus* sich verfolgen lassen".

Unsere Kenntnis von den Samentaschen der Arbeiterinnen blieb bis zum heutigen Tage auf die Angaben LEUCKART's beschränkt. Nur über die Ameisen erfolgten in neuerer Zeit vereinzelte Beobachtungen, welche zu recht widersprechenden Resultaten führten. ADLERZ (1887) stellte das Vorkommen von Rudimenten in Abrede, während HOLLIDAY (1903) bei amerikanischen Ameisenarten „typische" Samentaschen bei Arbeiterinnen gefunden zu haben behauptete.

Aber auch über die Anatomie und den Mechanismus der Samentaschen bei den ♀♀, insbesondere über die Beschaffenheit der Muskulatur dieser Organe war man bis in die neueste Zeit noch sehr mangelhaft orientiert, trotzdem sich außer den oben genannten Autoren gegen Ende des vorigen Jahrhunderts noch CHESHIRE (1885) an Bienen und Wespen sowie MARCHAL (1894) an Wespen eingehend mit dem Problem beschäftigten. Den ersten erfolgreichen Schritt, der einiges Licht in diese Verhältnisse brachte, verdanken wir BRESSLAU (1906), welcher mit Hilfe der modernen Schnittechnik den komplizierten Bau des Samenblasenganges der Bienenkönigin zum

ersten Male genauer untersuchte. Bresslau machte die überraschende Entdeckung, „daß der seit 50 Jahren beschriebene und zitierte Ringmuskel des Samenblasenganges überhaupt nicht existiert, daß vielmehr an seiner Stelle ein wunderbar sinnreicher und überaus komplizierter Apparat vorhanden ist, dessen Funktion am ehesten mit einer Saugpumpe verglichen werden kann".

So sorgfältig indessen die schwierigen Verhältnisse von Bresslau durchgearbeitet wurden, so gelang es ihm doch nicht, die Wirkungsweise seiner „Spermapumpe" in allen Punkten ohne weiteres verständlich zu machen. Zur Beseitigung gewisser Bedenken blieb daher noch eine Nachprüfung einiger Einzelheiten der Bresslau'schen Darstellung wünschenswert.

Daß sich bei den Wespen ähnliche Apparate wie bei *Apis mellifica* am Samengange vorfinden, ebenso auch in etwas vereinfachter Form bei den Hummeln und sogar bei solitären Apiden, wurde ebenfalls schon von Bresslau im Anschluß an seine Beobachtungen an der Bienenkönigin festgestellt und auch in seiner Abhandlung kurz erwähnt. Eine nähere Untersuchung des Receptaculum seminis dieser Insecten hat er jedoch nicht vorgenommen. Eine analoge Untersuchung der Samentaschen bei den übrigen sozialen Hymenopteren, den Hummeln, Wespen und Ameisen, steht daher bis heute noch aus. Da wir im Receptaculum ein Organ vor uns haben, dem in der Biologie dieser Tiere eine so überaus wichtige Bedeutung zukommt, und nachdem wir durch Bresslau auf die seltsam komplizierte und hochdifferenzierte Einrichtung dieses Organs bei der Bienenkönigin aufmerksam geworden sind, dürfte eine nähere Kenntnis von seinem Bau und seinem Mechanismus bei den biologisch mit den Bienen übereinstimmenden Hummeln, Wespen und Ameisen sowie eine vergleichende Untersuchung der solitären Apiden jetzt um so größeres Interesse beanspruchen. Sodann gewinnt auch mit der Erweiterung unserer Kenntnis vom Bau der Samenbehälter bei den Weibchen die Frage nach der Reduktion des Receptaculum seminis bei den Arbeiterformen erneutes Interesse, wo ohnedies eine Nachuntersuchung, besonders zur endgültigen Aufklärung über das Verhalten der Ameisen, erwünscht war.

Zur Beantwortung dieser vorstehend angeführten Fragen bin ich gern einer Anregung des Herrn Geheimrats Weismann gefolgt, das Receptaculum seminis der sozialen Hymenopteren einer vergleichend anatomischen und histologischen Untersuchung zu unterziehen. Ich möchte auch an dieser Stelle meinem hochverehrten

Lehrer meinen herzlichen Dank aussprechen für die Überlassung dieses Themas und das ständige gütige Interesse, mit dem er dem Verlauf meiner Arbeit folgte. Zu großem Dank bin ich außerdem den Herren Privatdozenten Dr. SCHLEIP und Dr. KÜHN verpflichtet für die zahlreichen, wertvollen Anregungen und Ratschläge, die mir während meiner Untersuchungen von ihrer Seite zugingen.

B. Material und Methode.

Von den in Frage kommenden Hymenopteren-Gattungen wurden folgende 44 Arten untersucht:

1. Apiden:
   - *Apis mellifica* ♀ und ♂
   - *Bombus terrestris* ♀ und ♂
   - — *hortorum* ♀ und ♂
   - — *rajellus* ♀
   - — *lapidarius* ♂
   - — *pratorum* ♂
   - *Andrena ovina* ♀
   - *Osmia bicornis* ♀
   - — *bicolor* ♀
2. Vespiden:
   - *Vespa germanica* ♀ und ♂
   - — *vulgaris* ♀ und ♂
   - — *silvestris* (*holsatica*) ♀
   - — *saxonica var. norwegica* ♀ und ♂
   - — *crabro* ♀
   - *Polistes gallicus* ♀ und ♂
3. Formiciden:
   a) Ponerinen:
   - *Odontomachus haematoda subsp. insularis* ♂

   b) Myrmicinen:
   - *Myrmica rubida* ♀ und ♂
   - — *laevinodis* ♀ und ♂
   - — *ruginodis* ♀ und ♂
   - — *lobicornis* ♀
   - *Leptothorax acervorum* ♂
   - — *tuberum* ♂
   - *Tetramorium caespitum* ♀ und ♂
   - *Solenopsis fugax* ♂
   - *Pheidole pallidula* ♂ und ♃
   - *Messor barbarus subsp. structor* ♀

   c) Dolichoderinen:
   - *Tapinoma erraticum* ♀ und ♂
   - *Dolichoderus quadripunctatus* ♀

d) Camponotinen:
Camponotus aethiops ♀
— *ligniperdus* ♀ und ☿
— *herculeanus* ♀ und ☿
Polyergus rufescens ☿
Plagiolepis pygmaea ♀ und ☿
Lasius fuliginosus ♀ und ☿
— *niger* ♀ und ☿
— *alienus* ☿
— *flavus* ♀ und ☿
— *emarginatus* ♀ und ☿
Formica sanguinea ♀ und ☿
— *fusca* ♀ und ☿
— *rufibarbis* ☿
— *truncicola* ♀ und ☿
— *rufa* ♀ und ☿
— *pratensis* ♀ und ☿

Einen Teil der Wespen sowie die aus Jamaika stammende Ponerine stellte mir Herr Geheimrat Weismann aus gut erhaltenem Alkoholmaterial des Zoologischen Instituts gütigst zur Verfügung.

Alles übrige Material habe ich im Laufe der Jahre 1910 und 1911 in der Umgebung Freiburgs, auf dem Kaiserstuhl und im Feldberg-Gebiet selbst gesammelt. *Pheidole* fand ich in Locarno, *Polyergus* am Genfer See, *Messor* erhielt ich aus Süd-Frankreich.

Daß *Plagiolepis pygmaea* auf badischem Gebiete vorkommt, war meines Wissens bisher nicht bekannt. Ich entdeckte diese mehr südliche Form zufällig in einem einfachen, äußerlich nicht auffallenden Erdneste auf dem Achkarrener Schloßberg, einem südwestlichen Ausläufer des Kaiserstuhls. In derselben Gegend findet sich auch *Camponotus aethiops*, eine Art, deren Vorkommen in Deutschland bisher ebenfalls noch nicht festgestellt worden ist.

Einige Ergänzungen meines Ameisenmaterials verdanke ich Herrn Dr. Caesar, dem ich auch an dieser Stelle für sein freundliches Entgegenkommen meinen besten Dank aussprechen möchte.

Die Bestimmung der von mir gefangenen Exemplare wurde nach Schmiedeknecht (1907), die der Ameisen auch nach Escherich (1906) oder Forel (1874) ausgeführt. Konserviert wurde mit Sublimat-Eisessig nach Gilson-Petrunkewitsch.

Zur Untersuchung des Receptaculum seminis fertigte ich teils Totalpräparate, teils Paraffinschnitte an. Zur Herstellung der ersteren wurde unter der binokularen Lupe der Eileiter mit der daranhängenden Samentasche herauspräpariert, mit Alaunkarmin, Häm-

alaun oder Pikrofuchsin gefärbt und entweder unverändert eingebettet, oder es wurde im Canadabalsam die Samentasche mittels einer spitzen Nadel vom Oviduct abgetrennt. Zum Schneiden verwendete ich Paraffin oder Celloidinparaffin. Von allen zur Untersuchung gelangten Insecten wurde teils im Puppenstadium, teils in frischausgeschlüpftem oder fertigentwickeltem Zustande bei kleineren Arten das ganze Tier, bei größeren Exemplaren, nötigenfalls nach Entfernung der Chitinplatten, das Abdomen einzeln geschnitten. Bei den Bienen, Hummeln und Wespen war es zweckmäßiger, den Eileiter mit der Samentasche isoliert einzubetten. Die Schnittdicke betrug 5 oder 10 μ. Gefärbt wurde mit Hämatoxylin nach Delafield, Gegenfärbung Pikrokarmin oder Eosin.

C. Spezieller Teil.

I. Das Receptaculum seminis der Königinnen.

Das Receptaculum seminis findet sich überall auf der dorsalen Seite des unpaaren Eileiters als ein Anhangsgebilde desselben und besteht aus einer meist kugligen oder birnförmigen, bei den Ameisen vorwiegend nierenförmigen Samenkapsel, einem Ausführungsgang, dem Samengang, der die Kapsel mit dem Eileiter verbindet, sowie einem Paar Anhangsdrüsen, deren gemeinsamer Ausführungskanal in den distalen Teil des Samenganges nach dessen Austritt aus der Kapsel, nur in seltnen Fällen in die Kapsel selbst einmündet.

Die Größe der Samenblase zeigt beträchtliche Verschiedenheit. Schon Siebold (1871) machte darauf aufmerksam, daß die Größe der Samenkapsel sich ganz nach dem Spermienbedarf des nur einmal im Leben sich begattenden Weibchens richtet: „Die Königin von *Apis mellifica*, welche viele Tausende von Eiern im Laufe von ohngefähr 5 Jahren befruchten kann, besitzt eine ausserordentlich grosse und geräumige capsula seminalis. Bei der Königin von *Polistes gallica*, welche während eines Sommers nur für eine einzige Wabe befruchtete Eier abzusetzen hat, zeigt die Samenkapsel einen sehr geringen Umfang. In ähnlicher Kleinheit findet sich dieses Organ bei den Hummelköniginnen vor, dagegen ist eine Wespenkönigin, welche im Laufe eines Sommers eine größere Anzahl von Waben mit befruchteten Eiern zu versorgen hat, mit einer verhältnissmässig größeren Samenkapsel ausgestattet."

Diese Tatsache konnte auch ich bei meiner vergleichenden Unter-

suchung überall bestätigen. Es ist interessant, die Größenverhältnisse der Samentaschen bei den verschiedenen Insecten zahlenmäßig untereinanderzusetzen. Man erkennt dabei deutlich, daß die Ziffern proportional dem Kleinerwerden der von den betreffenden Weibchen gegründeten Kolonien abnehmen, um schließlich bei den solitären Apiden die kleinsten Werte anzunehmen:

Apis mellifica ♀	Durchmesser	1,5 mm,		
Formica ♀	Breite	1	Höhe 0,6	mm
Lasius fuliginosus ♀	„	1	„ 0,6	
Lasius emarginatus ♀	„	0,7	„ 0,3	
Tetramorium ♀	„	0,6	„ 0,28	
Vespa germanica ♀ / *Vespa vulgaris* ♀	Durchmesser	0,45		
Vespa norwegica ♀	„	0,4		
Camponotus ♀	Breite	0,4	Höhe 0,25	
Bombus ♀	Durchmesser	0,3		
Vespa crabro ♀ / *Vespa silvestris* ♀	„	0,3		
Myrmica rubida ♀	Breite	0,25	Höhe 0,22	
Tapinoma ♀	Durchmesser	0,2		
Polistes gallicus ♀	„	0,2		
Andrena ovina ♀	„	0,2		
Osmia bicolor ♀	„	0,16		

Die Samentaschen der Ameisen lassen sich wegen ihrer abweichenden Form hier nicht so einfach mit den übrigen in Beziehung bringen. Außerdem ist infolge der geringen Epithelhöhe bei den Ameisen das Fassungsvermögen der Kapsel noch relativ größer. Unter Berücksichtigung dieser Umstände reihen sich aber auch die Ameisen durchaus in dem erwähnten Sinne ein. Den Bedürfnissen in den riesigen *Formica*-Nestern entspricht eine Samenkapsel, deren Fassungsvermögen dem der Bienenkönigin nur wenig nachsteht. Dagegen genügt für die *Camponotus*-Königinnen, deren Kolonien niemals so volkreich sind, ein geringerer Spermienvorrat, dessen Behälter nicht viel größer als bei einer Hummelkönigin ist. Die Größe der Samentasche zeigt sich hierbei in keiner Weise abhängig von der Körpergröße der betreffenden Königinnen. Bei *Camponotus* z. B., der größten unter unseren Ameisenarten, ist das Organ kaum halb so groß wie bei den mehr als um die Hälfte kleineren *Formica*- und *Lasius*-Königinnen. Ein *Lasius*- oder *Tetramorium*-Weibchen kann eine größere Spermatozoenmenge speichern als die riesige Hornissenkönigin.

Der Samengang ist ein enges Rohr von geringem Lumen. Seine

Wandung besitzt als Ausstülpung der dorsalen Wand des Oviducts im wesentlichen dieselbe histologische Beschaffenheit wie dieser und ist bisweilen nur durch die Dicke der einzelnen Schichten etwas von diesem verschieden. Sie besteht jeweils aus einem einschichtigen Epithel hoher Cylinderzellen, welche nach innen eine chitinige Cuticula abgeschieden haben. Auch die Wandung der Kapsel wird aus einem gleichmäßigen Epithel und einer inneren Chitincuticula gebildet. Die Länge des Samenganges richtet sich im allgemeinen nach der Größe der Kapsel. In allen Fällen führt er vom Eileiter aus in mehr oder weniger scharfem Bogen càudalwärts auf die dorsale, dem Oviduct abgewandte Seite der Samenkapsel, um hier in dieselbe einzumünden. Die besondere Gestaltung der Chitinauskleidung im distalen Teile des Samenleiters und der hier auf der Außenseite befindliche Muskelapparat ist bei den einzelnen Objekten eingehender zu besprechen. Das distale Endstück des Samengangs zwischen der Einmündungsstelle des Drüsenkanals und der Samenkapsel ist häufig gegen die proximal davon gelegenen Partien etwas abgesetzt. Siebold bezeichnete diesen Abschnitt als „Stiel der Samenkapsel“ (vgl. z. B. fig. A *st*). Derselbe läßt sich jedoch nicht überall mit gleicher Deutlichkeit gegen den übrigen Teil des Samenganges abgrenzen, so vor allem bei den Wespen, wo die Insertionsstelle der Anhangsdrüsen wechselt.

Die akzessorischen Drüsen des Receptaculum seminis treten stets paarig auf. Ihrer Form nach stellen sie kürzere oder längere und dann mehrfach gewundene Schläuche dar. Ihr histologischer Bau ist stets der gleiche: Die peripher gelegenen Drüsenzellen enthalten zahlreiche mit Secrettropfen erfüllte Vacuolen und außergewöhnlich große Zellkerne mit mehreren, intensiv mit Hämatoxylin färbbaren kugligen Körperchen. Zentral verläuft ein Sammelkanal, der von den Drüsenzellen her zahlreiche, sein Epithel und seine Cuticula durchsetzende winzige Röhrchen empfängt.

Die einzige vergleichende Untersuchung des Receptaculum seminis bei sämtlichen Hymenopteren ist uns von Siebold (1843) überliefert. Alle späteren Autoren, die sich mit diesem Gegenstand beschäftigten, beschränkten ihr Interesse im wesentlichen auf die Bienen oder Wespen.

Siebold ist indes nicht der Erste, der die Samentaschen bei Hymenopteren beobachtet hat. Bei den Bienen, Hornissen, Wespen und Hummeln sind dieselben schon 100 Jahre früher von Swammerdam

gesehen und zum Teil auch in der „Bibel der Natur“ abgebildet worden. Freilich war diesem Forscher die wahre Bedeutung dieser Gebilde noch unbekannt. Er hielt sie für Absonderungsorgane, die einen klebrigen Überzug für die Eier bereiteten. Der Erste, der bei der Biene dieses Organ als Samentasche erkannte, war ein französischer Forscher, Audouin. Den endgültigen Nachweis, daß diese Behälter bei sämtlichen Hymenopterenweibchen zur Aufbewahrung eines Spermienvorrats dienten, erbrachte erst Siebold.

Siebold unterschied bei den Hymenopteren 2 Haupttypen im Bau der Samentaschen. Der eine findet sich nur bei den Tenthrediniden, wo der ganze Samenbehälter lediglich in einer mehr oder weniger einfachen Ausstülpung der Scheide besteht. Die übrigen Hymenopterenklassen weisen dagegen einen anderen, komplizierteren Typus auf, der durch 3 Abteilungen charakterisiert ist: Ductus seminalis, Capsula seminalis, Glandula appendicularis. Bei den uns hier interessierenden Insecten handelt es sich also um den letzteren Typus.

Die anatomische Struktur dieser Organe wurde von Siebold schon recht sorgfältig beobachtet. Über die histologische Bedeutung der einzelnen Teile sind seine Vorstellungen freilich noch sehr unklar. Als Wandung der Samenkapsel und ihres Ausführungskanals sah er nur die innere Chitincuticula an, da dieselbe nach seiner Beschreibung „von mehr oder weniger fester, hornartiger Beschaffenheit“ sein soll. Das Epithel hielt er dagegen für einen weichen, muskulösen Überzug, der oft eine so dicke Schicht bilde, „daß der Durchmesser des Samengangs dadurch um das dreifache verstärkt wird, und der Umfang der Samenkapsel 3—4fach größer erscheint“. Jedenfalls hat Siebold auch die Muskelelemente auf der Außenseite des Samengangs gesehen und diese dann mit in den „Überzug“ desselben mit einbezogen, dessen Umriß ihm infolgedessen „uneben“ und mit „Quereinschnitten“ und „Querringeln“ versehen erschien. Genauer sind seine Angaben über die Drüsen, von deren Bau er eine den wirklichen Verhältnissen durchaus entsprechende Beschreibung gibt.

Die übrigen Arbeiten, welche das Receptaculum seminis nur bei einzelnen Objekten behandeln, sollen später bei der Betrachtung der verschiedenen Arten der sozialen Hymenopteren erörtert werden.

a) *Apis mellifica* ♀.

Auf die Entwicklung unserer Kenntnis von der Samenblase der Bienenkönigin im Verlauf der Geschichte der Bienenforschung brauche ich an dieser Stelle nur kurz einzugehen, da die Resultate

der älteren Autoren in der zuletzt erschienenen Abhandlung von Bresslau (1906) schon in ausführlicher Weise besprochen wurden.

Die Samenkapsel wurde ursprünglich von Swammerdam (1738), Siebold (1856) und Leuckart (1858) für muskulös angesehen. Außerdem sollte sich nach Leuckart am Samengang ein Ringmuskel vorfinden. Die Hypothese Küchenmeister's (1857), nach der durch bestimmte Lageveränderungen des Receptaculum seminis je nach einem von der Art der Zelle abhängigen äußeren Drucke ein Ausfließen des Spermas bewirkt oder verhindert würde, wurde gleich im folgenden Jahre von Leuckart als unmöglich nachgewiesen, da die feste Verpackung der Samentasche zwischen Fettgewebe, Tracheen und Nerven zu Bewegungen keinen genügenden Spielraum lasse. Leuckart erklärte den Mechanismus in einfacher Weise dadurch, daß durch die Zusammenziehung des Receptaculums die Spermatozoen bis in den Anfangsteil des Samenganges, durch die Kontraktion des Ringmuskels sodann weiter in die Scheide befördert würden. Bei der Ablage eines Drohneneies sollte der letztere durch seine Kontraktion die Kommunikation der Samentasche mit der Scheide unterbrechen.

Demgegenüber zeigte Leydig (1859, 1867), daß eine Muskulatur in der Wand des Samenbehälters nicht vorhanden sei, wie auch schon vor ihm Küchenmeister behauptet hatte. Nach Leydig besaß nur der Samengang „eine quergestreifte Muskulatur, deren Elemente in schrägem Bogen um ihn herumziehen". Leydig bestritt daraufhin überhaupt, daß die in die Samenkapsel gelangten Spermatozoen jemals wieder aus derselben herausgelangen könnten, und glaubte die Samentaschen wegen ihrer Formunterschiede bei den verschiedenen Insecten nicht als spezifische Organe ansehen zu dürfen, sondern in ihnen eher „den accessorischen Geschlechtsdrüsen der Wirbelthiere, der Prostata z. B., vergleichbare Bildungen" erblicken zu sollen.

Diesen Folgerungen Leydig's trat Siebold (1871) mit aller Entschiedenheit entgegen. Vom Fehlen der Muskulatur an der Samenkapsel der Biene konnte sich Siebold jedoch nicht überzeugen lassen, da er bei den Wespen eine solche deutlich festgestellt habe. Er meinte, wenn der Nachweis der Muskeln an den Samentaschen gewisser Insecten bis jetzt noch nicht gelungen sei, so dürfe man hieraus noch nicht auf das absolute Fehlen dieser Muskulatur bei solchen Insecten schließen.

Leuckart erkannte dagegen (1873) Leydig's Berichtigung an und kam nunmehr zu der Annahme, daß die Wandung der Samentasche durch das sie umspinnende Tracheennetz dauernd unter Druck

gehalten würde und zur Befruchtung der Eier eine willkürliche Erschlaffung des normalerweise beständig kontrahierten Ringmuskels das Hindernis beseitige, „welches die durch die Elasticität der umgebenden Wandungen zusammengepreßte Samenmasse für gewöhnlich am Ausfliessen verhindert".

Wiewohl gegen diese Theorie zahlreiche Einwände geltend gemacht werden konnten — die Beobachtung Leydig's, daß „die wirbelnden Bewegungen der Zoospermien innerhalb der Samentasche keineswegs den Anblick gewähren, als ob die Fäden dem Lumen des Ausführungsganges zustrebten, ferner die Konstanz der Kugelgestalt der Samenkapsel auch im leeren Zustande, die Unmöglichkeit, das starre Chitinrohr bis zur völligen Undurchlässigkeit für die herausdrängende Samenmasse zusammenzupressen —, so blieb es erst in neuester Zeit (1906) Bresslau vorbehalten, auf die Unhaltbarkeit der Leuckart'schen Hypothese hinzuweisen und eine neue, den Verhältnissen besser entsprechende Erklärung an ihre Stelle zu setzen. Ein englischer Forscher, Cheshire, hatte diesen Versuch schon etwas früher (1885) unternommen und das Vorhandensein von Längsmuskeln am Samengange erkannt. Seine anatomischen Befunde waren jedoch, wie bereits Bresslau nachwies, „gänzlich ungenau und vielfach falsch" und demgemäß auch seine Theorie vom Befruchtungsmechanismus unrichtig und hinfällig.

Die Angaben von Bresslau über den anatomischen und histologischen Bau des Organs fand ich auf meinen Schnittserien größtenteils bestätigt. Wegen der anzubringenden Berichtigungen sowie um die Vergleiche mit den übrigen von mir behandelten Insecten zu erleichtern, muß auf Bresslau's Ergebnisse an dieser Stelle ausführlicher eingegangen werden.

Die Samenkapsel ist ein kugliges, schon mit bloßem Auge sichtbares Bläschen von 1,5 mm Durchmesser, welches an der caudalwärts gerichteten Seite des Ausführungsganges seitlich wie an einem Galgen aufgehängt erscheint. Die Wandung besitzt keinerlei muskulöse Elemente, sondern besteht lediglich wie der Samengang aus Cylinderepithel und einer inneren Chitincuticula. Die Außenseite ist von einem dichten Tracheengeflecht umhüllt.

Der Samengang (vgl. Fig. A) macht an seinem distalen Ende gleich nach Verlassen der Samentasche (*sk*) eine konstant auftretende scharfe Sförmige Krümmung. Der Bereich dieses S-Bogens ist ausgezeichnet durch ein besonders merkwürdiges Verhalten der inneren Chitinauskleidung sowie durch das Vorhandensein eines hochdiffe-

renzierten Muskelapparats auf der Außenseite. Gegen den Eileiter, dessen Epithel ziemlich niedrig, dagegen auf der Innenseite stark chitinisiert ist, erscheint der Samengang histologisch scharf abgesetzt, indem beim Übergang in den Oviduct das hohe Epithel des Samenganges sehr rasch an Höhe abnimmt, umgekehrt dagegen die relativ schwache Cuticula an Mächtigkeit gewinnt.

Vom proximalen Anfang des S-Bogens an (α, Fig. A) wird die Chitinauskleidung distalwärts etwas dicker, gleichzeitig das Lumen

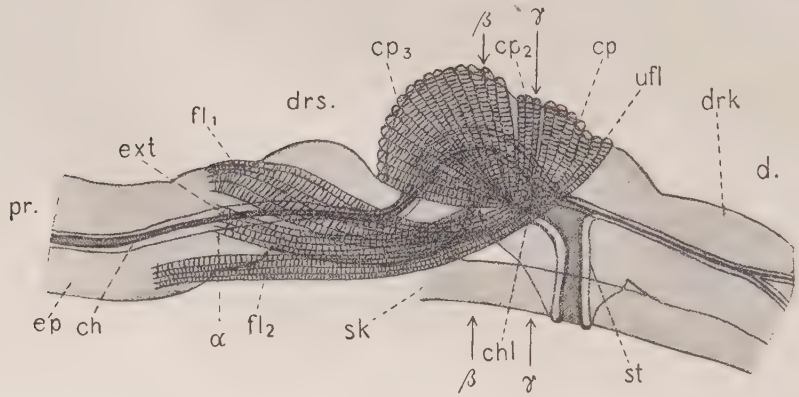


Fig. A.

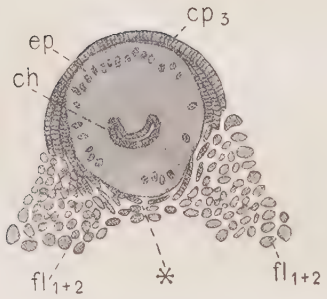


Fig. B1.

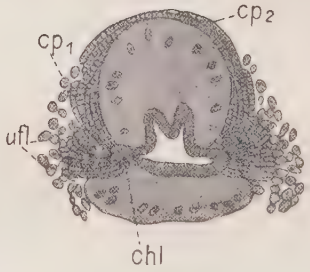


Fig. B2.

Fig. A. Distales Ende des Samenblasenganges der Bienenkönigin in Seitenansicht, nach BRESSLAU. *pr* proximal. *d* distal. *drs* dorsal. *vtr* ventral. *sk* Samenkapsel. *st* Stiel der Samenkapsel. *drk* Drüsenkanal. *ep* Epithel. *ch* Chitinauskleidung. *chl* Chitinleisten. cp_1, cp_2, cp_3 Compressoren. fl_1, fl_2 Flexoren. *ext* der BRESSLAU'sche Extensor. *ufl* unpaarer Flexor. Erklärung von α und * im Text.

Fig. B1 u. B2. Querschnitte durch den Samengang der Bienenkönigin in der Richtung der Pfeile bei β und γ auf Fig. A, nach BRESSLAU. Buchstabenerklärung wie bei Fig. A.

des Ganges enger. Dieser Versteifung des Cuticularrohres entspricht auf der Außenseite des Samenganges der Ansatz der lateralen Längsmuskulatur. Weiter distal im Bereich der dem Receptaculum zugekehrten Konkavität des S-Bogens (*β*, Fig. A) verliert das Chitinrohr immer mehr an Dicke, sein Umfang nimmt dagegen zu, und es bildet sich von der konvexen Seite her eine Einfalzung, durch welche das Lumen des Samenganges auf einen minimalen Spalt reduziert wird. Fig. B1 zeigt diese Einfalzung im Querschnitt (*ch*). Gegen das distale Ende der S-förmigen Krümmung verschwindet die Einfalzung wieder, das Kanallumen erweitert sich, und der Samengang spaltet sich in 2 Äste, von denen der eine mit ziemlich engem Lumen in der Hauptrichtung des Ganges weiter zur Einmündungsstelle der beiden Anhangsdrüsen hinführt (gemeinschaftlicher Drüsenkanal, *drk*), der andere, kürzere, aber breitere dagegen als Fortsetzung des letzten S-Bogenstückes in rechtwinkligem Verlauf zur ursprünglichen Richtung des Samenganges in das Receptaculum einmündet (Stiel der Samenkapsel, *st*). An der Gabelungsstelle zeigt das Chitinrohr bedeutende Wandverdickungen. Das schon durch das Verschwinden der Einfalzung erweiterte Lumen wird noch durch eine besondere Vorbuchtung des Cuticularrohres in der Richtung auf den unpaaren Eileiter zu bedeutend vergrößert. Im Sagittalschnitt bildet sich diese Vorbuchtung als proximalwärts gerichteter hornartiger Vorsprung ab (*chl*). Diese Ausstülpung setzt sich seitlich in 2 rinnenartige Ausbuchtungen fort, deren leistenartig verdickte Wandungen zum Muskelansatz dienen (laterale Chitinleisten, Fig. B2 *chl*).

An der Muskulatur des Samenganges sind 2 verschiedene Hauptgruppen zu unterscheiden:

1. Die Compressoren (*cp*), welche den Samengang auf seiner dorsalen, dem Receptaculum abgewandten Seite im Bereich der Einfalzung des inneren Cuticularrohres, also der dem Receptaculum zugekehrten Konkavität des S-Bogens halbringförmig umfassen und auf beiden Seiten nach den lateralen Chitinleisten konvergieren, um sich an diesen, das Epithel durchbrechend, zu inserieren. Die so über die distale Hälfte des S-Bogens gespannte Muskelkappe besteht im genaueren aus 3 verschiedenen Fasergruppen, von denen die proximale (cp_3) die stärkste, die mittlere (cp_2) die schwächste, die distale (cp_1) von mittlerer, nach Bresslau nicht bei allen Objekten gleichmäßiger Mächtigkeit ist.

2. Die lateralen Längsmuskeln, zunächst 2 „Flexoren"paare (fl_1 und fl_2). Diese Muskelfasern sind am proximalen Ende des S-Bogens

an der äußeren Cuticula befestigt, die die Peripherie der Epithelzellen überzieht. Die beiden Flexorenpaare ziehen von hier parallel zur Längsrichtung des Ganges, ohne dessen S-förmige Krümmung mitzumachen, zu den Chitinleisten an der Gabelungsstelle des Samenganges und inserieren dort in gleicher Weise wie die Kompressoren. Nur einige Fasern des dem Receptaculum zugekehrten ventralen Flexorenpaares führen an den Chitinleisten vorbei und vereinigen sich mit den distalen Compressoren. Ob sie auf der dorsalen Konvexität des Samenganges endigen oder nur eine Schleife um denselben herum bilden, ließ Bresslau unentschieden. Ich habe diese Muskelfasern ebenfalls aufgefunden, konnte aber nirgends eine Insertion auf der dorsalen Seite des Samenganges wahrnehmen. Sie ziehen vielmehr parallel mit dem distalen Compressor um den Samengang herum und zeigen demnach dasselbe Verhalten wie ein Muskelbündel bei *Vespa vulgaris* und *Vespa germanica*, dessen Fasern gleichfalls im proximalen Teile zu beiden Seiten des Samenganges beginnen und gemeinsam mit den Compressorfasern in einer Schleife um den distalen Teil des Samenganges herumlaufen. Ich möchte mich daher für die zweite Annahme Bresslau's entscheiden, wonach diese Muskelfasern einen fünften, unpaaren Flexor (*ufl*) darstellen.

Außer diesen Flexoren beschreibt Bresslau noch einen weiteren unpaaren Längsmuskel, den er als Extensor und Antagonist der Flexoren bezeichnet. Dieser Muskel (*ext*, Fig. A) soll sich zwischen den Ursprungstellen der beiden Flexoren (α) inserieren und mit diesen parallel bis zu der dem Receptaculum zugekehrten hohlen Seite des S-Bogens bei β hinziehen, in der hier infolge der starken Krümmung entstandenen Falte des Samenganges, eine proximalwärts offene Schleife bildend, auf die andere Seite des Samenganges hinüber und auf dieser wiederum parallel mit den Flexorfasern zu seinem zweiten Ansatzpunkte zwischen den Insertionsstellen der Flexoren zurücklaufen.

Die Compressoren haben nach Bresslau die Aufgabe, die Einfalzung des Chitinrohres, über deren Bereich sie sich erstrecken, in ihrer Lage zu erhalten, während sich das Organ im Ruhezustand befindet. Die Flexoren, welche die S-förmige Krümmung des Samenganges überbrücken, bewirken durch ihre Kontraktion eine Verstärkung dieser Krümmung, während eine Verkürzung der Schleife des Extensors eine Streckung des Samenganges zur Folge haben soll. Das Vorhandensein von mehreren Flexoren auf jeder Seite mit

verschiedenen Ansatzpunkten soll eine feinere Regulierung des Krümmungsgrades ermöglichen.

An die Muskulatur treten auch zahlreiche Nervenfasern heran, deren Zentrum das letzte Abdominalganglion ist.

Die Wirkungsweise dieses Apparats als Spermapumpe" stellt nun Bresslau in folgender Weise dar: „Tritt ein Ei in den unpaaren Eileiter über, so erfolgt reflektorisch eine Kontraktion der Muskulatur des Samenblasenganges, durch die sich der Grad der S-förmigen Krümmung ändert und eine Erweiterung des Lumens in der Gegend der Einfalzung herbeigeführt wird. In den so entstandenen leeren Raum wird infolgedessen etwas Sperma aus der Samenblase angesogen. Dann kehrt der Falz des Chitinrohres wieder in seine Ausgangslage zurück und befördert dabei das angesogene Samenbündel weiter in den Samenblasengang hinein, das von hier aus dann in den Eileiter gleitet."

Im Anfangsstadium der Pumpbewegung beobachtete Bresslau auf Schnitten eine Erweiterung des Lumens im Bereich der Einfalzung und eine Streckung des Samenganges (Fig. C). Er schloß daraus, daß die Herstellung des leeren Raumes und somit die eigentliche Pumpwirkung durch den Extensor besorgt würde. Durch die Pumpbewegung wird ein Bündel von etwa 75—100 Samenfäden, dessen Querschnitt durch das kurze dickwandige Stück des Ausführungsganges am distalen Ende (*st*) bestimmt wird, bis in den Bereich der Einfalzung angesogen (*sp*). Den übrigen Muskeln schreibt Bresslau dann die Weiterbeförderung und Regulierung der Anzahl der angesogenen Spermatozoen zu. Die Compressoren schaffen durch

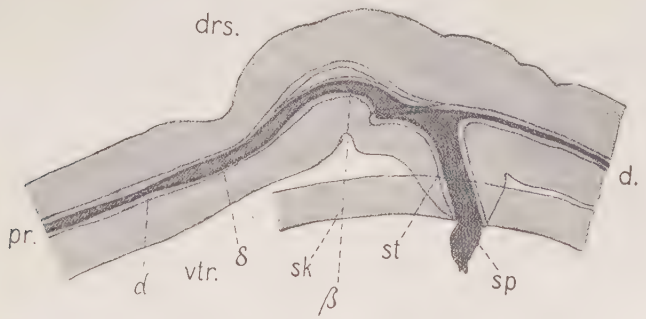


Fig. C.

Distales Ende eines im Moment der Spermaansaugung fixierten Samenblasenganges von *Apis mellifica* ♀, nach Bresslau.
sp angesogenes Spermienbündel. *δ* s. Text.

sukzessive, vom distalen zum proximalen Bündel fortschreitende Kontraktion ihrer Fasern das Spermienbündel durch das Gebiet des S-Bogens durch, während gleichzeitig die Flexoren den ursprünglichen Krümmungsgrad des Samenganges wiederherstellen. Die Regulierung der Spermatozoenzahl geschieht in der Weise, daß zu Anfang der Kontraktion der Compressoren nur die proximal von diesen Fasern liegenden Samenfäden weiterbefördert werden, während die übrigen durch denselben Druck nach der Kapsel zurückgeschoben werden.

Als Ventil dient nach BRESSLAU bei dieser Pumpwirkung ein von der ventralen Wand des Oviducts gegenüber der Einmündungsstelle des Samenganges vorspringender muskulöser, wulstiger Vorsprung, der sogenannte Ventilwulst, dessen Spitze sich im Moment der Aktion der Spermapumpe genau in die Mündung des Samenganges hineinzuschieben vermöge (Fig. D *kl*). Dieser Verschluß soll dazu dienen, eine Ansaugung des Eileiterinhalts in den Samengang zu verhindern. Ist die Tätigkeit der Pumpe beendigt, so legt sich der Ventilwulst caudalwärts der Eileiterwandung an und gestattet den Spermatozoen in den Oviduct und dem Ei nach erfolgter Befruchtung in die Scheide überzutreten (Fig. E).

Durch denselben Pumpmechanismus erklärt BRESSLAU auch die

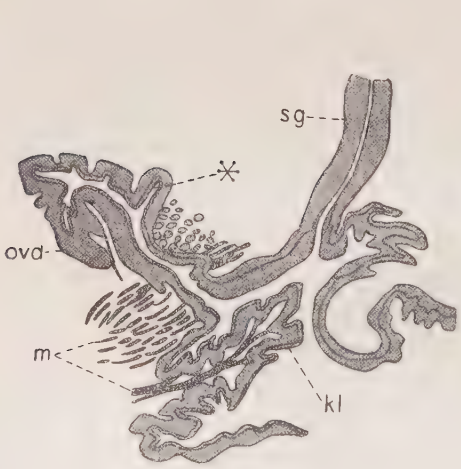


Fig. D.

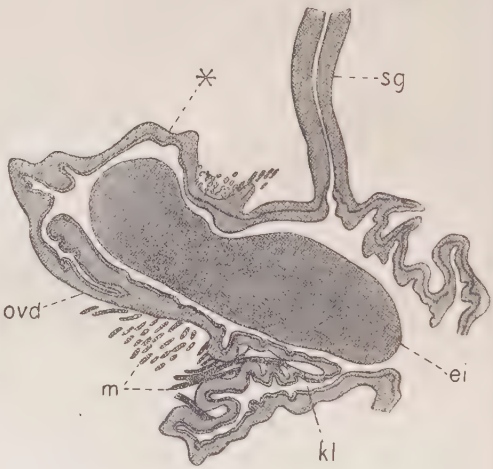


Fig. E.

Fig. D u. E. Medianschnitte durch den unpaaren Eileiter mit einmündendem Samengang von *Apis mellifica* ♀ (Fig. E während der Eiablage), nach BRESSLAU. *sg* Samengang. *ovd* Oviduct. *kl* Eileiterklappe (BRESSLAU'scher Ventilwulst). *ei* austretendes Ei. * Gegend der Einmündung des paarigen Eileiters in den unpaaren.

Aufspeicherung der Spermatozoen bei der Begattung. Auf nähere Einzelheiten dieses Vorganges geht er jedoch nicht ein.

Das Secret der Anhangsdrüsen, welche bei der Bienenkönigin 2 lange, der Samenkapsel dicht aufliegende und mehrfach gewundene Schläuche darstellen, wird durch denselben Vorgang wie die Spermatozoen in den Samengang hereingepumpt und erleichtert dem Samenpaket den Abfluß durch den Samenkanal.

Was mir an der in vielen Punkten so einleuchtenden Erklärung Bresslau's unverständlich blieb, ist das Zustandekommen der beobachteten Streckung des Samenganges durch die Kontraktion des „Extensors". Ich konnte mir nicht recht vorstellen, daß eine Verminderung der Krümmung dieses S-förmig gebogenen Rohres dadurch bewirkt werden sollte, daß eine Muskelschleife, die vom Anfang des S-Bogens aus um den Wendepunkt der S-Krümmung herumgelegt sein sollte, sich verkürzt. Die Kontraktion eines derart beschaffenen Muskels kann lediglich die Krümmung im proximalen Abschnitt des S-Bogens verstärken, indem er die mittleren Partien des letzteren seinem proximalen Anfang nähert. Dies entspricht aber nicht der Abbildung, auf der Bresslau den Samengang im gestreckten Zustande darstellt (Fig. B). Es scheint mir demnach unmöglich, daß die die Pumpbewegung einleitende Streckung durch die Kontraktion dieses Extensors zustande gebracht wird, der zudem zu dieser Funktion viel zu schwach erschiene. Diese Annahme wurde mir vollends zur Gewißheit, als ich das anatomische Verhalten der Muskulatur am Samengange genauer nachprüfte. Es zeigte sich hierbei, daß dieser von Bresslau als Strecker des Samenganges beschriebene Muskel, dessen Verlauf sich ohnedies größtenteils mit dem der Flexoren decken sollte, überhaupt nicht existiert. Die Grundlage, auf der Bresslau die Annahme von der Existenz dieses Muskels basierte, besteht in einem Querschnitt durch die Stelle β des Samenganges, wo die Extensorfasern die starke Einfaltung der dem Receptaculum seminis zugekehrten Konkavität des S-Bogens durchsetzen sollten (Fig. B1). Tatsächlich findet man hier auch auf der dem Samenbehälter zugekehrten Seite des Samenganges Muskelfasern angeschnitten, welche Bresslau als „die schiefgetroffenen und daher statt in einfacher, in mehrfacher Schicht erscheinenden Fasern des Extensors" bezeichnet (* Fig. B1). Diese Deutung ist jedoch nach dem von Bresslau dargestellten Verlaufe des Extensors unzulässig. Wären an jener Stelle Muskelfasern vorhanden, die in einer Schleife von einer Seite des Samenganges auf die andere hinüberziehen, so

müßten diese auf Querschnitten unbedingt eine Strecke weit deutlich längsgeschnitten erscheinen, wie ich bei der Untersuchung eines ähnlich verlaufenden Muskels bei *Vespa germanica* und *Vespa vulgaris*, des akzessorischen Compressors (Fig. 21, *accp*), mich zu überzeugen Gelegenheit hatte. Auf BRESSLAU's Abbildung, fig. B_1, wie aus meinen mit dieser genau übereinstimmenden Schnitten finden sich jedoch statt dessen nur vorwiegend quer und einige wenige schräg getroffene Muskelfasern an der betreffenden Stelle. Nirgends ist auch nur eine einzige von einer Seite des Samenganges zur anderen durchgehende Faser zu bemerken. Ebenso sollte man auf einem Mediansagittalschnitt erwarten, sämtliche Fasern des Extensors gleichzeitig quer getroffen zu finden. Auch hiervon ist keine Rede. Der Medianschnitt zeigt auf der Ventralseite des Samenganges überhaupt keine einzige Muskelfaser. Untersucht man auf den verschiedenen aufeinanderfolgenden Schnitten einer Querserie durch den Samengang den weiteren Verlauf der auf der Ventralseite auftretenden, quer und schräg getroffenen Muskelfasern, so zeigt sich deutlich, daß wir in diesen nur einige Fasern des proximalen Compressors und vielleicht auch der Flexoren vor uns haben, welche dadurch auf die Ventralseite gerückt erscheinen, daß sie dem Samengang dicht anliegen und daher demselben in die an jener Stelle befindliche Einbuchtung etwas hineingefolgt sind. Der Ein- und Austritt dieser Fasern in die Konkavität des Samenganges ist auch auf Sagittalserien in entsprechender Weise zu verfolgen, wenn man die auf den Medianschnitt folgenden Schnitte der Reihe nach durchsieht. Diese Tatsachen dürften das Fehlen des Extensors zur Genüge klargelegt haben.

Nach diesem Befund ist nun auch die Erklärung des Mechanismus der Spermapumpe etwas zu modifizieren.

Von besonderer Bedeutung scheint es mir dabei zu sein, daß sämtliche Muskeln des Samenganges (mit Ausnahme des unpaaren Flexors) gemeinsam an den beiden lateralen Chitinleisten inserieren. Diese Anordnung macht es leicht verständlich, wie eine gemeinsame und gleichsinnige Aktion sämtlicher Muskelfasern an der Spermapumpe erfolgen kann.

Die Aufgabe der Compressoren besteht nun darin, im Ruhezustand des Organs durch ihre dauernde Kontraktion die Wände des Chitinrohres aufeinanderzupressen, im Moment der Funktion durch ihr Erschlaffen ein Zurückschnellen der Einfalzung entstehen zu lassen, wodurch die zum Ansaugen der Spermatozoen nötige Er-

weiterung des Lumens geschaffen wird. Die proximalen, den Flexoren parallel laufenden Fasern des Compressors unterstützen gleichzeitig noch die Flexoren, deren Tätigkeit darin besteht, für gewöhnlich durch ihren Tonus die S-förmige Krümmung des Samenganges konstant zu erhalten, im Augenblick der Funktion aber durch ihr Erschlaffen eine Streckung des Samenganges vermöge der Elastizität seiner inneren Chitincuticula zu gestatten.

Die von Bresslau beobachtete Erweiterung des Lumens im Bereich der Einfalzung und die Streckung des Samenganges, mit welcher die Pumpwirkung eingeleitet wird, denke ich mir demnach veranlaßt durch ein gleichzeitiges Erschlaffen sämtlicher Compressor- und Flexorfasern, welches unter dem Einfluß eines vom 5. Abdominalganglion ausgehenden Nervenreizes erfolgt, und durch die Elastizität des Chitinrohres. Nachdem sodann die Regulierung des Querschnittes des angesogenen Spermenbündels in der von Bresslau beschriebenen Weise vollzogen ist, wird dasselbe durch die sukzessive Kontraktion der einzelnen Compressorfasern vom distalen zum proximalen Ende durch den Bereich der Einfalzung des Samenganges hindurchgeschoben.

Die Wirkungsweise der Flexoren kann man sich sodann nur so denken, daß sie die teilweise schon durch die proximalen Compressorfasern wiederhergestellte Krümmung des Samenganges fortsetzen. Es drängt sich hier aber noch die Frage auf: in welcher Weise greift die wiedereinsetzende Kontraktion der Flexoren, welche den Krümmungsgrad des Samenganges reguliert, in den Mechanismus der Spermapumpe ein, und inwiefern ist überhaupt die S-förmige Krümmung in diesem Apparate erforderlich? Der Sinn dieser S-förmigen Krümmung wird meiner Ansicht nach aus der Zweckmäßigkeit verständlich, daß sie den von einem gemeinsamen Ansatzpunkte divergent ausstrahlenden Compressoren ermöglicht, bei ihrer Kontraktion überall einen senkrechten Druck auf den Samengang auszuüben, wodurch ihre Energie konzentriert und am vorteilhaftesten ausgenützt wird. Somit ist die Wiederherstellung der S-förmigen Krümmung einmal dazu nötig, den Compressoren zu ermöglichen, daß während ihres Tonus ihre Druckrichtung auf der Unterlage senkrecht steht. Sodann ist auch aus Bresslau's Abbildung C ersichtlich, daß die Streckung des Samenganges im proximalen Teile des S-Bogens eine beträchtliche Erweiterung des Lumens zur Folge hat (*∂*), welche sicherlich dazu dient, den die Saugwirkung hervorrufenden leeren Raum zu vergrößern. Daher kommt der Erneuerung

des Krümmungsgrades noch die zweite Bedeutung zu, im proximalen Teile des S-Bogens den ursprünglichen Rauminhalt wieder herzustellen, wie es im distalen die Compressoren besorgen. Das Auftreten der Flexoren ist demgemäß als eine Folge der Größe des Samenganges bei der Bienenkönigin aufzufassen. Bei der außerordentlichen Stärke des elastischen Chitinrohres ist es leicht verständlich, daß die proximalen Compressorfasern nicht mehr imstande sind, den Samengang allein in die Lage zu zwängen, daß ihre Druckrichtung auf der Unterlage senkrecht steht, und die Erweiterung des Lumens im proximalen Teile, die zur Pumpwirkung beiträgt, rückgängig zu machen. Zur Weiterbeförderung der Spermatozoen stehen die Flexoren also in keiner direkten Beziehung. Die Samenfäden gleiten vielmehr vom proximalen Teil des S-Bogens an, wie schon Bresslau ausführte, selbständig, „getrieben von dem gleichfalls durch die Pumpbewegung angesogenen Secret der Anhangsdrüsen, einer Flüssigkeit, deren feinkörniges Gerinnsel man regelmäßig antrifft, so oft man Spermafäden im Samenblasengang findet", in den Eileiter hinunter. Wohl aber trägt das Erschlaffen der Flexoren zur Pumpwirkung bei, indem es die erwähnte Erweiterung des Lumens im proximalen Teile des Samenganges infolge der Streckung des S-Bogens gestattet. Ihre Kontraktion hat man sich an die des proximalen Compressors unmittelbar anschließend zu denken.

Daß dem „Ventilwulst" am Oviduct die Aufgabe zukomme, im Moment der Spermienansaugung aus der Samenkapsel ein Eindringen des Eileiterinhalts in den Samengang zu verhindern, erscheint mir äußerst unwahrscheinlich. Worin sollte dieser „Inhalt des Eileiters" bestehen? Was irgend im Moment der Saugwirkung aus dem Oviduct in den Samengang eindringen würde, würde bei der Wiederverkürzung der Muskeln wieder hinausbefördert werden, ohne daß die Tätigkeit des Apparats irgendeine Störung erlitte. Auch die Annahme, daß durch einen solchen Verschluß die Saugwirkung mehr auf die Kapsel konzentriert und dadurch vergrößert werden müßte, vermag die Notwendigkeit des Ventils nicht zu erklären, da sich derselbe Apparat bei der Aufnahme der Spermien in die Kapsel allein als kräftig genug erweist. Ich glaube vielmehr, daß diesem muskulösen Zapfen die Bedeutung zukommt, das zu befruchtende Ei in die trichterförmig erweiterte Mündung des Samenganges hineinzupressen, damit die Spermatozoen sicherer die Micropyle erreichen können. Ich möchte für diese Bildung daher den passenderen Namen „Klappe des Eileiters" vorschlagen.

Im ganzen läßt sich also die Wirkungsweise der Spermapumpe bei *Apis mellifica* jetzt in folgender Weise kurz zusammenfassen.

Infolge einer reflectorisch bewirkten gleichzeitigen Erschlaffung der Compressoren und Flexoren entsteht eine Erweiterung des Samenkanals, indem 1. die Einfalzung im Bereich der Compressoren zurückschnellt, 2. vermöge der Elastizität des Chitinrohres eine Streckung des S-Bogens eintritt, wodurch auch im proximalen Teile das Lumen sich erweitert. In den so entstandenen Hohlraum wird ein Spermienbündel aus der Samenblase und etwas Secret aus den Anhangsdrüsen angesogen. Die hierauf einsetzende Wiederverkürzung der Muskelfasern schreitet sukzessive von den distalen zu den proximalen Fasern des Compressors und schließlich zu den Flexoren weiter und bewirkt 1. die Weiterbeförderung einer abgemessenen Portion der angesogenen Samenfäden durch den Bereich der Einfalzung, 2. die Wiederherstellung der Ausgangslage des Chitinrohres. In der proximalen Hälfte des S-Bogens angelangt, gleiten die Spermatozoen im Drüsensecret weiter ihrem Bestimmungsorte zu. Das zu befruchtende Ei wird zur Sicherung der Befruchtung durch einen muskulösen, von der Ventralseite des Eileiters vorspringenden Zapfen, die Eileiterklappe, an die Mündung des Samenkanals angepreßt.

In welch vollkommener Weise der vorstehend beschriebene Pumpenmechanismus am Samengang der Bienenkönigin den an ihn gestellten Anforderungen entspricht, hat bereits Bresslau treffend dargelegt. Die Samentasche dient lediglich als Behälter zur Aufbewahrung eines Spermienvorrats, der für den Bedarf während des ganzen Lebens der Bienenkönigin ausreichen muß und von den zahlreichen Tracheen, die an die Wandung der Samenkapsel herantreten, sowie dem Secret der ansehnlich entwickelten Anhangsdrüsen ernährt und lebensfähig erhalten werden. Da der Wandung des Samenbehälters keine Kontraktilität zukommt, bedarf es eines Apparats, der im Bedarfsfalle ein möglichst sparsam abgewogenes Spermienpaket aus der Kapsel herausholt, und diesem Zweck genügt unsere Spermapumpe in der denkbar besten Weise. Die umgekehrte Wirkungsweise der Spermapumpe bei der Aufspeicherung der bei der Begattung empfangenen Samenmasse kann man sich nach meiner Auffassung vom Mechanismus des Apparats ebenfalls sehr leicht vorstellen. Es genügt ein Erschlaffen der Muskulatur, um einen leeren Raum zum Ansaugen der Samenmassen in die

distale Hälfte des S-Bogens herzustellen. Unterstützt von den Flexoren, beginnt jetzt der proximale Compressor die Kontraktion, deren distalwärts gerichtetes Fortschreiten die Spermatozoen in die Kapsel befördert. Daß die Spermapumpe nicht den ganzen großen Spermienvorrat mit einem einzigen Male bewältigen kann, sondern ihre Arbeit mehrmals hintereinander wiederholen muß, erscheint selbstverständlich.

b) *Bombus* ♀.

Über die Samentasche bei den Hummelweibchen sind, wie ich schon eingangs erwähnte, bisher keine eingehenderen Untersuchungen erfolgt. In der Literatur finden wir nur bei SIEBOLD (1843) und LEUCKART (1858) einige kurze Angaben über die Größe, äußere Form und die Lage im umgebenden Gewebe, schließlich auch von LEYDIG (1859) eine kurze Beschreibung der anatomischen Struktur.

Fig. F1 u. F2 zeigen das Receptaculum seminis in Totalansicht, Fig. 2 veranschaulicht die Lage des Organs zum Oviduct auf einem Sagittalschnitt durch das Abdomen der Hummel. Fig. 3 gibt einen Längsschnitt, Fig. 4—8 Querschnitte durch das Receptaculum und den Samengang bei stärkerer Vergrößerung. Die Richtung der Querschnitte ist auf der schematisierten Übersichtsfigur G durch Pfeile angegeben.

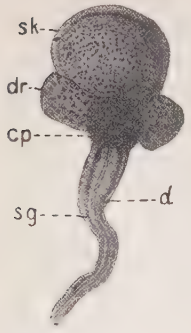


Fig. F1.

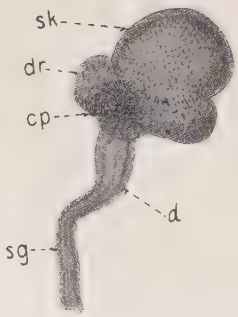


Fig. F2.

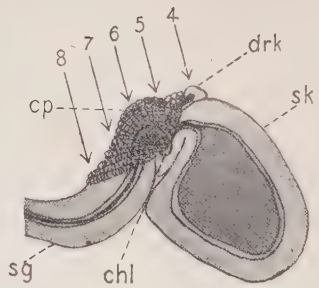


Fig. G.

Fig. F1 u. Fig. F2. Receptaculum seminis der Hummelkönigin (*Bombus terrestris*). Totalansicht, F1 von der dorsalen, F2 von der ventralen Seite. 60 : 1. *sk* Samenkapsel. *sg* Samengang. *dr* Anhangsdrüsen. *cp* Compressor. *chl* Chitinleisten. *drk* Drüsenkanal. *a* Epithelabsatz.

Fig. G. Receptaculum seminis der Hummelkönigin. Schematisiertes Übersichtsbild (Seitenansicht), aus Schnitten rekonstruiert. Die Anhangsdrüsen sind der Deutlichkeit wegen fortgelassen. Die Pfeile geben die Richtung der Querschnitte Fig. 4—8 an. Buchstabenerklärung wie bei Fig. F1 u. F2.

Die Samenkapsel, ein kugeliges Bläschen von nur etwa 0,3 mm Durchmesser, liegt der dorsalen Wandung des Oviducts meist dicht an und wird durch zahlreiche Tracheen und Nerven, vor allem durch die dorsal dicht über ihr gelegenen beiden letzten Ganglien der Bauchmarkkette in ihrer Lage fixiert.

Auf dem Ductus seminalis ist sie nicht, wie Siebold angab, in gerader Richtung aufgesetzt, sondern an demselben wie bei der Biene seitlich aufgehängt (vgl. Fig. 2). Der Samengang (*sg*) zieht von der dorsalen Seite der Kapsel aus in seinem größten Teile dem Oviduct parallel in der Richtung von caudal nach rostral, um dann in rascher Krümmung zur Einmündung in den Eileiter nach unten umzubiegen.

Das Samenbläschen behält seine Kugelform konstant bei, auch wenn es nicht mit Spermatozoen gefüllt ist. Seine Wandung entbehrt jeglicher Muskulatur. Ihr Epithel besteht aus verhältnismäßig hohen, schmalen Cylinderzellen und ist mit einer starken inneren Cuticula versehen. Das Fassungsvermögen dieses außergewöhnlich dickwandigen und ohnedies sehr kleinen Bläschens ist nur ein sehr geringes.

Die beiden Anhangsdrüsen, welche symmetrisch zu beiden Seiten des Samenganges der Kapsel in geradlinigem Verlauf anliegen (vgl. Fig. F1 u. F2 *dr*, auch Schnittfig. 4), sind gegenüber der Biene bedeutend reduziert und stellen kurze, dicke zylindrische Gebilde dar.

Der Samengang beschreibt nach seinem Austritt aus der Samenkapsel den typischen S-Bogen, den wir bei *Apis mellifica* kennen gelernt haben. Entsprechend der Kleinheit der Samentasche bei der Hummel erscheinen diese Verhältnisse hier nur etwas zierlicher als bei der Bienenkönigin. Am distalen Ende des S-Bogens, kurz vor dem Übergang in die Samentasche, finden wir eine Spaltung des Ganges in ein kurzes, stark chitinisiertes Verbindungsrohr mit der Kapsel (*st*, Fig. G, Tafelfig. 3) und den gemeinsamen Ausführungskanal der Anhangsdrüsen (*drk*), der sich jedoch gleich nach der Gabelungsstelle des Samenganges seinerseits in 2 Äste spaltet, welche in rechtem Winkel umbiegen und nach rechts und links in die beiden Anhangsdrüsen auseinanderführen. Proximalwärts von der Verzweigungsstelle des Samenganges beginnt sich das Lumen desselben zu erweitern. Gleichzeitig springt an dieser Stelle die den Hohlraum umgrenzende Chitincuticula proximalwärts nach außen vor (Fig. 3). Die stark verdickten nach beiden Seiten hornartig

auslaufenden lateralen Fortsätze der Chitinauskleidung dieser Vorbuchtung (*chl*, Fig. 5) bilden wie bei der Biene zwei Leisten zum Ansatz von Muskeln, welche an dieser Stelle das Epithel durchsetzen (*cp*). Weiter proximal von dieser Stelle wird das Lumen des Samenkanals wieder enger und schließt sich im Bereich der ventralen Konkavität des S-Bogens bis auf einen dünnen Spalt. Die Chitinauskleidung erreicht in dieser Region eine erhebliche Stärke. Eine Einfalzung von der Dorsalseite her findet nicht statt. Beim Übergang in die ventrale Konvexität nimmt die Dicke der Cuticula ab. Entsprechend der Chitinverstärkung zeigt im Bereich des S-Bogens auch das Epithel des Samenganges ein beträchtliches Anschwellen an Höhe. Am proximalen Ende der Krümmungsregion werden die Zellen wieder niedriger, so daß hier ein deutlicher Absatz in der Wandung des Samenganges erkennbar wird (α, Fig. F1 u. F2), wie er sich bei *Apis* erst beim Übertritt in den Oviduct vorfindet. Das niedere Epithel des proximalen Samengangabschnittes und seine schwache Cuticula gehen bei *Bombus* unverändert auf die Wandung des unpaaren Eileiters über (Fig. 2).

Wie im Bau des Chitinrohres, so treffen wir auch in der Muskulatur des Samenganges eine wesentliche Vereinfachung gegenüber der Biene: eine laterale Längsmuskulatur fehlt bei der Hummel vollständig. Die hier vorhandenen Muskelfasern, die LEUCKART seinerzeit gesehen und als Ringmuskel bezeichnet hat, entsprechen den Compressoren der Bienenkönigin. Sie erstrecken sich nur über den Bereich der distalen Hälfte des S-Bogens, deren hohle Seite der Samenkapsel zugekehrt ist. Die deutlich quergestreiften Fasern strahlen von ihrer Ansatzstelle an der lateralen Chitinleiste divergent aus und umschlingen die Dorsalseite des Samenganges halbringförmig, um zu ihrer zweiten Ansatzstelle an der Chitinleiste der anderen Seite zusammenzulaufen. Distal reicht diese Muskelkappe bis zur Gabelungsstelle des Samenganges (vgl. Fig. G, *cp*). Eine Sonderung in mehrere Faserbündel konnte ich nicht mit Deutlichkeit erkennen. Vielleicht liegen die einzelnen Gruppen so dicht nebeneinander, daß ihre Grenzen sich auf den Präparaten und Schnitten nicht besonders ausprägen. Prinzipiell ist es jedoch ohne Bedeutung, ob wir die vorhandenen Muskelfasern einer einzigen oder mehreren Fasergruppen zuteilen. Für die Wirkungsweise, eine sukzesive Kontraktion der einzelnen Fasern, ergibt sich dadurch kein Unterschied. Die Aufgabe dieses Muskels besteht wie bei der Honigbiene darin, den Samengang durch ihre Kontraktion zu-

sammenzudrücken, durch ihr Erschlaffen zu erweitern. Ich kann ihn daher auch hier als Compressor bezeichnen. Die Innervierung dieser Muskulatur findet in entsprechender Weise statt wie bei *Apis mellifica*.

Wie vollzieht sich nun hier der Übertritt der Spermatozoen aus der Samentasche in den Eileiter?

Wir haben es zwar bei der Hummel nicht mit einem so hochentwickelten Apparat zu tun wie bei der Biene, sondern begegnen hier nur einer bescheidenen Vorstufe desselben. Gleichwohl läßt sich der Mechanismus dieses Organs hier ebenfalls auf einen Pumpvorgang zurückführen.

Im Ruhezustand des Organs halten die Compressoren durch ihre Kontraktion die Wandung des Chitinrohres im Bereich des distalen S-Bogens eng zusammengedrückt. Im Moment der Funktion erfolgt eine plötzliche Erschlaffung der Muskeln, wodurch die elastischen Chitinwände auseinanderschnellen. In den leeren Raum wird ein Spermienbündel angesogen, dessen Querschnitt durch das Kommunikationsrohr zwischen Samenkapsel und Samenleiter bestimmt wird. Hierauf setzt eine von distal nach proximal fortschreitende Wiederverkürzung der Compressoren ein, welche die Anzahl der Spermatozoen in derselben Weise wie bei der Biene reguliert und das abgemessene Paket durch die distale Hälfte der Sförmigen Krümmung hindurchschiebt. Im proximalen Teile der letzteren angelangt, gleiten die Samenfäden in dem mitangesogenen Secret der Anhangsdrüsen weiter abwärts zum Oviduct. Auf diese Weise läßt sich mit den aufgefundenen anatomischen Komponenten ein Pumpmechanismus ebensogut verständlich machen wie bei der Biene. Die Vereinfachung dieser „Spermapumpe“ bei den Hummeln besteht lediglich im Ausbleiben der Einfalzung im Chitinrohr und der lateralen Längsmuskulatur. Infolge der geringen Größe des Organs erweist sich hier eine geringere Erweiterung des Lumens als genügend, um ein Spermienbündel anzusaugen. Ob im Augenblick der Funktion der Spermapumpe eine Veränderung der S-förmigen Krümmung des Samenganges eintritt, wie es Bresslau bei *Apis* feststellte, läßt sich bei den Hummeln nicht mit Sicherheit nachweisen, da die Eiablage nur in unterirdischen Nestern stattfindet und eine Fixierung im geeigneten Moment daher nicht vorgenommen werden kann. Wir dürfen jedoch auch hier dem Chitinrohr einen gewissen Grad von Elastizität zuschreiben, der eine Streckung des S-Bogens beim Erschlaffen der Compressoren zur Folge hat. Die Verhältnisse sind

jedoch hier nicht so groß, und das Chitinrohr ist schwächer als bei der Biene. Daher genügt eine Kontraktion der proximalen Compressorfasern, diese Streckung wieder rückgängig zu machen. Das Vorhandensein von Flexoren ist daher bei der Hummel überflüssig.

Die Wirkung der Spermapumpe erstreckt sich nicht allein auf die Samenkapsel, um die dort befindlichen Spermatozoen anzuziehen. In den leeren Raum des Samenkanals strömt auch Luft von unten heraus dem Eileiter zu. Aus dieser doppelten Wirkungsweise der Spermapumpe ergibt sich wiederum eine einfache Erklärung für die Aufnahme der Spermatozoen in den Samenbehälter nach der Begattung; die Spermien werden in den Bereich der S-förmigen Krümmung des Samenleiters hinaufgepumpt und von hier durch die sukzessive, diesmal von proximal nach distal fortschreitende Kontraktion der Compressoren in den Samenbeutel befördert.

Der Oviduct besitzt wie bei *Apis mellifica* an der Mündungsregion des Samenganges dorsal eine Einbuchtung, ventral eine in diese hineinragende zapfenartige Vorwölbung (*kl*, Fig. 2), der wir ohne Schwierigkeit dieselbe Aufgabe zuteilen können wie der bei der Bienenkönigin beschriebenen Eileiterklappe, nämlich die, das Ei während seiner Befruchtung an der Mündung des Samenganges festzuhalten.

Die verschiedenen Hummelarten, die ich untersuchte, zeigen in sämtlichen vorstehend beschriebenen Verhältnissen keinerlei Unterschiede.

c) **Solitäre Apiden.**

Daß bei einigen Formen der solitären Bienen sich entsprechende Samentaschenapparate wie bei der Bienenkönigin finden lassen, die „zum Teil einfacher gebaut als die Spermapumpe von *Apis mellifica*, sich als deutliche Vorstufen dieser so komplizierten Einrichtung auffassen lassen“, wurde schon von Bresslau am Schlusse seiner Arbeit über die Bienenkönigin erwähnt. Es war mir daher von Interesse, nachdem ich bei den Hummeln das Vorhandensein einer Spermapumpe festgestellt hatte, die trotz ihrer anatomischen Vereinfachung in ihrem Effekt mit der der Bienenkönigin übereinstimmt, vergleichsweise auch die Samentasche der einzellebenden Bienen auf die Beschaffenheit ihrer Pumpapparate näher zu untersuchen.

Die äußere anatomische Struktur des Receptaculum seminis wurde wie bei allen Hymenopteren schon von Siebold (1843) auch

für 12 Arten der solitären Apiden beschrieben, nämlich für *Chelostoma, Heriades, Osmia, Epeolus, Nomada, Megachile, Anthophora, Dichroa, Hylaeus, Anthidium, Andrena* und *Prosopis*. Aus seiner Angabe, daß der Samengang sich stets an seinem oberen Ende etwas erweitere und dann „häufig von hornartiger Beschaffenheit und braun gefärbt" sei, geht hervor, daß er auch bei diesen Insecten jene oben für *Bombus* näher beschriebene charakteristische Gestaltung des Chitinrohres im distalen Teile des Samenganges wahrgenommen hat. Über die Muskulatur sind dagegen seine Befunde völlig unrichtig, da er das Epithel für Muskelelemente ansah. So kam er zu dem Resultate, daß der Samengang und die Samenkapsel „fast durchweg von einem dicken, muskulösen, mit blaßgelbem Pigmente durchstreuten Überzuge umgeben" seien. Die Verschiedenheiten unter den einzelnen Gattungen bestehen nach Siebold lediglich in der Länge und den Krümmungsverhältnissen des Samenganges.

Ich habe die genauere histologische Untersuchung der Samentasche bei den einzellebenden Bienen an 2 Gattungen durchgeführt, an *Andrena* und *Osmia*.

1. *Andrena ovina* ♀.

Fig H zeigt das Receptaculum seminis der *Andrena* im Totalpräparat, Fig. 10 einen Längsschnitt durch dasselbe. Was beim ersten Blick auffällt, sind die zahlreichen Spiralwindungen, die den Verlauf des Samenganges auszeichnen. Im distalen Teile vor dem Eintritt in die Samentasche geht die Spirale in einen mehr gestreckten, S-förmig gekrümmten Abschnitt über. Das Chitinrohr, welches den ganzen Samengang in gleichmäßiger Dicke auskleidet, beginnt sich hier zu verstärken und kurz vor dem distalen Ende des S-Bogens zu erweitern (s. Fig. 10). Auf der dem Samenbehälter (*sk*) zugekehrten Seite tritt eine Vorwölbung (*chl*) ein, deren cuticulare Auskleidung seitlich leistenartig verdickt ist (vgl. Querschnitt Fig. 11 *chl*). Diese lateralen Chitinleisten dienen wie bei der Hummel und Biene als Insertionsstellen für Muskelfasern, welche das Epithel durchsetzend von hier divergent auseinanderziehen und die distale Hälfte des S-Bogens kappenförmig umhüllen, also einen Compressor bilden, der mit dem bei *Bombus* beschriebenen vollkommene Übereinstimmung zeigt (*cp*, Fig. H). Distal von der erwähnten Vorwölbung des Chitinrohres spaltet sich der Samengang in den Drüsenkanal (*drk*) und das Verbindungsstück mit der Samenkapsel, den „Stiel der Samenkapsel" (*st*). Die Fasern des Compressors

erstrecken sich noch über diese Gabelungsstelle distalwärts hinaus und umschlingen noch den Anfangsteil des Drüsenkanals, während bei Hummel und Biene diese Fasern höchstens bis zur Gabelungsstelle des Samenganges heranreichen. Der Stiel der Samenkapsel ist ziemlich lang und mündet rechtwinklig umbiegend, die Krümmung des S-Bogens fortsetzend, mit einer geringen trichterförmigen Erweiterung in den birnförmigen, nahezu kugligen Samenbehälter ein. Die Samenkapsel liegt mit einer Seite dem S-Bogenabschnitt des Samenganges an, auf zwei anderen Seiten wird sie in mehreren Punkten von dem spiralgewundenen Teil des Samenkanals berührt. Nur auf einer Seite ist der Samenbehälter frei (vgl. Fig. H). Das Epithel hat in der Wandung der Kapsel und des Ausführungkanals überall

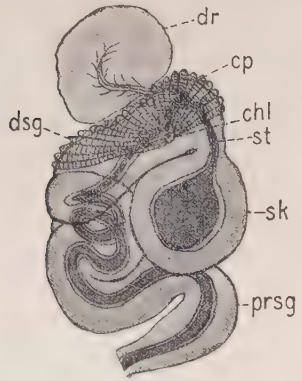


Fig. H.

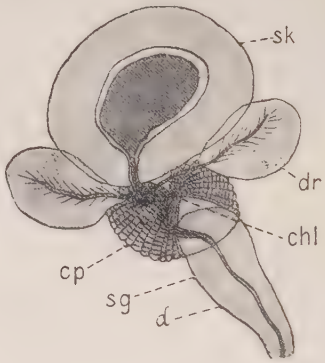


Fig. J.

Fig. H. Receptaculum seminis von *Andrena ovina* ♀. Schematisiertes Übersichtsbild (nach einem Totalpräparat). Seitenansicht. 75 : 1. *sk* Samenkapsel. *sg* Samengang. *dr* Anhangsdrüsen. *st* Stiel der Kapsel. *chl* Ansatzleiste des Compressors *cp*.

Fig. J. Receptaculum seminis von *Osmia bicolor* ♀. Schematisiertes Übersichtsbild, von der Ventralseite gesehen. Nach einem Totalpräparat. 150 : 1. Buchstabenerklärung wie bei Fig. H.

nahezu dieselbe Höhe; erst beim Eintritt in den Oviduct nehmen die Zellen an Höhe ab. Die Eileiterklappe ist bei *Andrena* in derselben Weise entwickelt wie bei *Bombus*. Die beiden Anhangsdrüsen (*dr*) sind kürzer, dagegen dicker als bei der Hummel und daher nahezu kuglig. Der gemeinsame Drüsenkanal ist bedeutend länger als bei *Bombus*. Die Drüsen berühren die Samenkapsel nirgends, sondern liegen frei auf der dem Receptaculum abgewandten Außenseite des S-förmig gekrümmten Samengangabschnitts.

Abgesehen von den verschiedenen kleinen Abweichungen in Form und Größe der einzelnen Komponenten haben wir in dem vorstehend beschriebenen Organ einen Apparat vor uns, dessen prinzipielle Übereinstimmung mit dem bei *Bombus* dargestellten ohne weiteres klar ist. Die bei der Hummel gegebene Erklärung des Mechanismus kann daher auch als für *Andrena* geltend angesehen werden.

2. *Osmia* ♀.

Das Totalpräparat (Fig. J), das ich von der Samentasche von *Osmia bicolor* wiedergebe, genügt schon, um hier die völlige Übereinstimmung mit dem Receptaculum seminis der Hummel nachzuweisen. Der Samengang gleicht in seinem Habitus dem der Hummel mehr als der von *Andrena*, da bei *Osmia* die Spiralwindungen fehlen. Wir finden die S-Krümmung im distalen Teil, den Epithelabsatz am proximalen Ende des S-Bogens, die Eileiterklappe wie bei *Bombus;* die Anhangsdrüsen haben einen kürzeren gemeinschaftlichen Ausführungsgang und sind hier nicht kuglig, sondern mehr zylindrisch, der Samenkapsel symmetrisch zu beiden Seiten des Samenleiters angelegt. Der distale Teil des S-Bogens ist von einem vollkommen mit dem der Hummel übereinstimmenden Compressor umschlossen. Ein wesentlicher Unterschied von *Bombus* besteht nur in der Größe des Organs. Der Durchmesser des kugelförmigen Samenbläschens beträgt bei *Osmia* nur etwa 1,6 mm, ist also halb so groß wie bei *Bombus.*

Somit kommen wir zum Resultat: Die einzellebenden Bienen *Andrena* und *Osmia* stimmen im Bau ihrer Spermapumpe vollkommen mit *Bombus* überein, sind also imstande, in derselben Weise wie die Bienenkönigin zur Befruchtung eines Eies reflectorisch ein bestimmtes Spermienpaket von abgemessenem Querschnitt austreten zu lassen.

d) **Vespiden** ♀♀.

Der speziellen Betrachtung des Receptaculum seminis der Wespenköniginnen möge eine kurze Zusammenstellung der früheren diesem Objekte gewidmeten Arbeiten vorangehen.

Die erste Beschreibung des Organs bei Wespen gab Siebold (1843). Er beobachtete Verschiedenheiten in der Insertion der Anhangsdrüsen, das Auftreten eines blinden Fortsatzes am Samengang

vor dessen Eintritt in die Kapsel sowie peristaltische Bewegungen an der Capsula seminalis. Seine Angaben sind jedoch im einzelnen sehr unzuverlässig und nur teilweise richtig.

Mit größerer Sicherheit trat später Leuckart (1858) auf, der den deutlichen Nachweis von quergestreiften Muskelfasern in der Wandung der Samenkapsel von *Vespa germanica* erbrachte und, wie seine Abbildung zeigt, die Form und anatomische Struktur unseres Organs, soweit nach Totalpräparaten möglich war, recht genau erkannt hat. Ebenso gelangte auch Leydig (1859, 1867) an *Vespa crabro* zu der vollkommen zutreffenden Feststellung, daß die Wandung der Samenkapsel in ihrem feineren Bau mit der des Darmrohres übereinstimme und aus einer Tunica propria, einer Zone „cylindrisch-gekörnelter Zellen", die dem Darmepithel entspreche, einer oft stark chitinisierten Intima und endlich einer „Peritonealhülle" zusammengesetzt sei. Ferner fand er in der Wandung der Samenblase noch quergestreifte Muskelzüge.

Nachdem so durch Leuckart und Leydig die Kenntnis vom anatomischen Bau der Samenblase etwas vertieft war, begann auch Siebold (1871) an *Polistes* das Receptaculum seminis eingehender nachzuprüfen. Seine sehr ausführliche Beschreibung bestätigt die Angaben der beiden vorigen Autoren auch an dieser Wespenart. Die Cylinderschicht erklärte er jedoch im Gegensatz zu Leuckart und Leydig für eine Muskelschicht. Über die Bedeutung der äußeren Umhüllung „von längsfaserigem Aussehen" spricht er sich nicht näher aus. Er gibt von ihr nur eine sehr umständliche Beschreibung, die aber in keiner Weise zur Aufklärung der wirklichen Verhältnisse dienlich war. Nur das Herantreten von Nervenfasern an diese längsfasrige Schicht am distalen Ende der Samenkapsel wurde von Siebold äußerst genau und richtig festgestellt.

Besondere Beachtung verdienen Siebold's Vermutungen über die Funktion des Organs, dessen Mechanismus er bei *Polistes*, wenn auch unter Zugrundelegung irrtümlicher Anschauungen über die Kontraktilität der Samenkapsel und des Samenganges, richtig in einer Druck- und Saugwirkung ahnte. Da er vielfach an jungfräulichen Vespiden die birnförmige Höhle der kontraktilen Samenkapsel außerordentlich verengt sah, so daß sich die Wandungen der Tunica intima oft beinahe berührten, kam er auf den Gedanken, „daß, wenn sich die äussere Umhüllung einer solchen Samenkapsel in eine gewisse Starrheit oder Spannung versetzte, die darunter liegende muskulöse Cylinderschicht diese starre Hülle als festen Punkt benutzen

könnte, um gegen denselben hin ihre Cylinder zu verkürzen, wodurch die diesen Cylindern fest anhängende Tunica intima nach aussen gezogen und die von ihr umschlossene Höhle birnförmig erweitert würde". Auf diese Weise glaubt Siebold, daß durch die Samenkapsel selbst gleichsam eine „Einpumpung oder Einsaugung" der Samenmasse aus dem Oviduct bewerkstelligt, ebenso aber auch durch die Kontraktionsfähigkeit der äußeren Umhüllung „auch ein Druck auf die Höhle der Samenkapsel ausgeübt und der Inhalt in entgegengesetzter Richtung je nach Bedürfniss in den Eileiter zurückgepresst" werden könnte. Um seine Theorie zu stützen, wies Siebold noch auf die anatomische Übereinstimmung der Vesiculae seminales der Männchen mit dem Receptaculum seminis hin, über deren Bestimmung „Samen in sich aufzunehmen und denselben wieder von sich zu geben" kein Zweifel bestehen konnte.

Cheshire (1885), welcher einzelne Muskelzüge am Samengang von *Vespa vulgaris* feststellte, war bei diesem Objekte nicht viel glücklicher als bei der in derselben Arbeit behandelten Bienenkönigin. Denn seine anatomische Beschreibung ist nur sehr unvollständig und enthält zahlreiche Irrtümer, deren Berichtigung ich der Besprechung meiner eigenen Befunde anschließen werde. Die am Samengang aufgefundenen Schließmuskeln sollten nach Cheshire's Auffassung, ähnlich wie Leuckart (1873) für *Apis* angab, den Samengang dauernd verschlossen halten, um den Durchtritt der Spermatozoen zu verhindern, welche, wenn diese Muskeln ein Öffnen des Ganges erlauben, unter dem Druck der elastischen Hülle der Samenkapsel herausgepreßt würden. Auch diese Hypothese, gegen welche von vornherein ähnliche Bedenken wie gegen die Leuckart'sche Theorie an *Apis* geltend gemacht werden können, wird sich nach meinen Resultaten als hinfällig erweisen. Cheshire's Angabe, daß sich der Samengang vor seinem Eintritt in den Eileiter in zwei Kanäle spalte, von denen der eine zur Aufnahme der Spermatozoen in die Kapsel, der andere zu deren Austritt zur Befruchtung der Eier dienen sollte, wurde bereits durch Marchal (1894) als irrtümlich nachgewiesen.

Marchal führte seine Untersuchung über das Receptaculum seminis von *Vespa germanica* zwar an Schnitten durch, kam aber in seiner Anschauung über den Mechanismus des Organs nicht weiter als Siebold, da er auf Grund einer eigentümlichen Längs- und Querstreifung der Epithelzellen in sehr gekünstelter Weise dem Epithel muskulöse Natur zuschrieb und dieses „Muskelepithel" durch seine

Kontraktion und peristaltischen Bewegungen die Einsaugung und den Transport der Spermatozoen ausführen ließ. Die Muskulatur auf der Außenseite des Samenganges erklärte er schlechthin für einen muskulösen Überzug und erteilte ihr die Aufgabe, sowohl als Stütze für die Kontraktion der muskelepithelialen Zylinder zu dienen, als auch aktiv bei der Aktion der letzteren mitzuhelfen.

Gegen diese Auffassung des Epithels als „Muskelepithel" nahm bereits Bresslau (1906) Stellung, indem er darauf hinwies, daß die bei der Wespe vorhandene feine Querstreifung der Zellen durchaus nicht den Eindruck einer muskulären Differenzierung mache. Damit wurde auch die Gültigkeit der Marchal'schen Erklärung des Mechanismus erschüttert.

Ich komme nun zur Darstellung meiner eigenen Befunde.

Die charakteristische äußere Form und die Orientierung der Samentasche bei den Wespen ist auf Fig. K an *Vespa germanica* gezeigt. Vom Oviduct zieht der Samengang caudalwärts schräg in die Höhe. Der größte Teil seines Verlaufs stellt einen S-Bogen dar, dessen proximale Hälfte in der Regel nur schwach, dessen distale dagegen um so stärker gekrümmt ist. Die Samenkapsel ist dem caudalen Ende des Samenganges in ventralwärts absteigender Richtung aufgesetzt. Die ungewöhnlich langen Anhangsdrüsen (*dr*) sind in vielfachen unregelmäßigen Windungen in das umliegende Gewebe eingebettet.

Der Oviduct ist ein breiter, von ventral nach dorsal plattgedrückter Schlauch. Auf seiner Außenseite ist er von einer starken Ring- und Längsmuskulatur umhüllt, welche peristaltische Bewegungen sowie Verkürzungen und Streckungen in der Längsrichtung ausführen kann (*m*, Fig. 17, 19). Eine Klappenbildung, wie sie für die Apiden beschrieben wurde, ist am Oviduct der Wespen nicht vorhanden. Der proximale Abschnitt des Samenkanals geht mit einer trichterförmigen Erweiterung in den Eileiter über. Das Epithel der Wandung, welches im Oviduct nur in mäßiger Höhe ausgebildet ist, nimmt an der Übergangsstelle in den Samengang an Dicke zu. Die Epithelzellen des Samenganges und der Samenkapsel zeichnen sich durch eine außergewöhnliche Höhe aus, während ihre Breite ungemein gering ist. Die Kerne liegen stets in der äußeren Hälfte dieser schmalen Cylinderzellen.

Cheshire stellte das Epithel des Samenganges als einen „merkwürdig geformten, steif vom Oviduct hervorstehenden", „vom ge-

meinsamen Ausführungskanal der Anhangsdrüsen und der Samentasche zentral durchlaufenen parenchymatösen Körper" dar, dem er wie auch bei der Bienenkönigin die Funktion einer Drüse zur Herstellung eines zum Verdünnen und Weiterbefördern der Samenflüssigkeit dienenden Secrets zuschreibt. Da die chitinisierte Intima der Cylinderzellen aber nirgends von Secretkanälchen durchbrochen wird, kann hiervon keine Rede sein. Nur insofern, als die Epithelzellen nach innen Chitin abscheiden, kommt ihnen drüsige Natur zu.

Die Chitincuticula ist im Oviduct nur schwach ausgebildet. Im Samengang nimmt sie an Mächtigkeit etwas zu und erreicht besonders in der distalen Hälfte eine auffallende Stärke. Die Gestalt des Chitinrohrs sowie die Anordnung der Muskulatur auf der Außenseite des Samenkanals zeigt überraschenderweise bei den einzelnen Wespenarten ganz bedeutende Unterschiede, die wir nachher im einzelnen zu erläutern haben. Ebenso findet sich auch die von früheren Forschern festgestellte Muskulatur der Samenkapsel nicht allgemein, sondern nur bei 4 der von mir untersuchten Species.

Die äußerste Umhüllung der Samentasche und des Samenganges mit ihrer Muskulatur besteht in einer Bindegewebsschicht, die das ganze Organ wie eine Tasche umschließt und von zahlreichen Tracheen durchsetzt wird, welche feinste, mehrfach verzweigte Röhrchen in das Epithel der Kapsel und ihres Ausführungskanals entsenden. Ferner empfängt das Receptaculum, vor allem seine Muskulatur, zahlreiche Nervenfäden, deren Zentrum das letzte Abdominalganglion ist.

Die Querstreifung der Muskelfasern ist bei den Wespen überall festzustellen, aber etwas schwächer färbbar als bei den Apiden und Formiciden. Dieselben wegen dieses Verhaltens als „unvollkommen oder atypisch gestreifte Muskelfasern" zu bezeichnen, wie Marchal vorschlug, liegt meines Erachtens kein Grund vor.

Die Capsula seminalis ist in der Regel schwach birnförmig bis kuglig. Am größten ist sie bei *Vespa germanica*, *V. vulgaris* und *V. norwegica*, wo ihr Durchmesser 0,4—0,45 mm beträgt. Etwas geringer ist der Durchmesser bei *Vespa crabro* und *V. silvestris* (0,3 mm), am kleinsten bei *Polistes gallicus* (0,2 mm). Im nicht gefüllten Zustande sind die Wandungen der Samenblase stets in Falten gelegt und einander genähert, wodurch das Lumen stark verringert wird.

Die Anhangsdrüsen stellen wie bei *Apis* 2 lange cylindrische Schläuche dar. Ihr gemeinsamer Ausführungskanal (*drk*) mündet bei

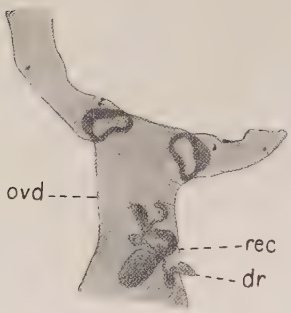


Fig. K.

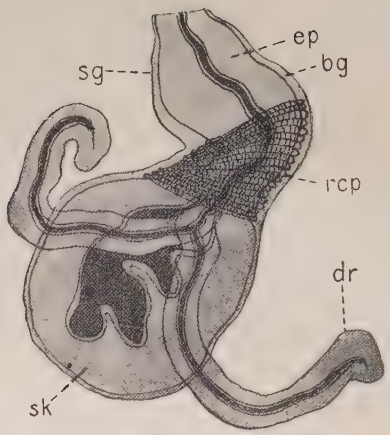


Fig. L.

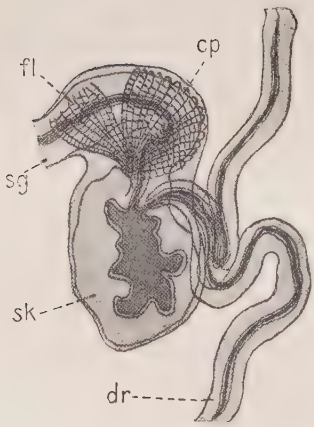


Fig. M.

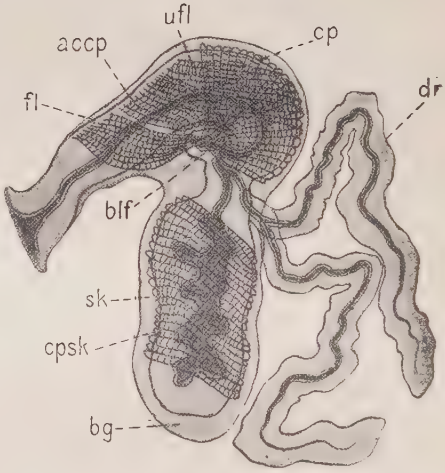


Fig. N.

Fig. K. Oviduct (*ovd*) mit Receptaculum seminis (*rec*) von *Vespa germanica* ♀. Totalansicht von der Dorsalseite. *dr* Anhangsdrüsen. Nach einem Totalpräparat. 20 : 1.

Fig. L—N. Schematisierte Übersichtsbilder des Receptaculum seminis. Fig. L. von *Vespa saxonica var. norwegica* ♀. Fig. M. von *Vespa silvestris* (*holsatica*) ♀. Fig. N. von *Vespa germanica* ♀. Nach Totalpräparaten, Muskulatur nach Schnitten rekonstruiert. 75 : 1. *sk* Samenkapsel. *dr* Anhangsdrüsen. *sg* Samengang. *rcp* Ringcompressor. *cp* Compressor. *fl* Flexor. *cpsk* Kapselcompressor. *ufl* unpaarer Flexor. *accp* akzessorischer Compressor. *blf* blinder Fortsatz des Samenganges. *bg* Bindegewebsschicht. *ep* Epithel.

V. germanica, *V. vulgaris* und *Polistes* in den gegen den Samengang scharf abgesetzten Stiel der Samenkapsel (*st*) ein (vgl. Fig. 19), bei *V. norwegica* in das proximale Ende der Samenkapsel, unmittelbar neben der Austrittsstelle des Samenkanals (Fig 12), bei *V. silvestris* etwas distal von dieser Stelle in das Lumen der Samenkapsel (Fig. 17), endlich bei *V. crabro* etwa in die Mitte des Samenbehälters (Fig. 16). Bei letzterer Art ist er auch etwas kürzer und schwächer chitinisiert als bei den übrigen.

Vermöge der Verschiedenheiten im Bau ihrer Muskelapparate lassen sich unter den Samentaschen der einzelnen Wespenarten, die ich untersuchte, im ganzen 5 Typen unterscheiden, deren genaueren Betrachtung wir uns nun im Folgenden zuwenden wollen.

1. *Vespa saxonica var norwegica* ♀.

Das Receptaculum seminis von *V. norwegica* (Textfig. L, Schnittfigur 12) stellt den einfachsten Typus dar. Die S-Bogenform des Samenganges ist in der distalen Hälfte nur sehr schwach ausgeprägt, da der Samenkanal hier im genaueren in schwachen wellenförmigen Windungen verläuft, die vor allem an der inneren Chitincuticula sichtbar werden (Fig. 12). Auf diese Weise hat der S-Bogen hier eine bedeutende Streckung erfahren. Die Wandung des Chitinrohres wölbt sich im distalen Abschnitt des Samenganges auf der dem Eileiter abgewandten Seite etwas in das Lumen vor, so daß hier eine Einfalzung von der dorsalen Seite her zustande kommt, wie wir sie in der distalen Hälfte des S-Bogens bei der Bienenkönigin kennen gelernt haben. Die dorsale Wand ist infolge dieser Einfalzung auf dem Sagittalschnitt Fig. 12 schräg angeschnitten und daher nur scheinbar dicker als die ventrale.

Entsprechend dem nur unbedeutend gekrümmten, im allgemeinen in gerader Richtung verlaufenden Chitinrohr zeigt auch die Muskulatur des Samenganges bei *V. norwegica* eine sehr eigenartige Anordnung: der Bereich der dorsalen Einfalzung ist nämlich von einem Muskel umschlossen, dessen Fasern ringförmig um den Samengang herumlaufen und nirgends einen festen Insertionspunkt besitzen. Eine geringe Divergenz der Ringmuskelfasern nach der Außenseite des Samenganges zu ist auch hier zu erkennen (Fig. L), da die Muskelfasern auf der dem Oviduct zugekehrten Konkavseite des Samenganges, wo ihnen weniger Platz zur Verfügung steht als auf der konvexen Außenseite, einander stärker genähert sind. Diesem Ringmuskel kommt vermöge seiner Anordnung in der Gegend der Ein-

falzung zweifellos die Aufgabe zu, welche bei den Apiden dem Compressor zugeteilt ist. Seine tonusartige Kontraktion hält im Ruhezustand des Organs die distale Partie des Samenganges auf ein Minimum ihres Lumens zusammengedrückt. Dieser Ringmuskel, den wir demnach als „ringförmigen Compressor“ (*rcp*, Fig. L und 12) bezeichnen können, ist der einzige Muskel, der sich an Samengang von *V. norwegica* vorfindet.

Die Samenkapsel besitzt bei *V. norwegica* keine Muskulatur. Der Mechanismus des Samentaschenapparats besteht somit hier ausschließlich aus einem Pumporgan. Das Erschlaffen des Compressors gestattet ein Zurückschnellen der Einfalzung und infolge der Erweiterung des Lumens eine Ansaugung der Spermatozoen in diese Region des Samenkanals. Durch sukzessive Kontraktion der Ringmuskelfasern erfolgt eine Regulierung und Weiterbeförderung des Spermienbündels. Der gleiche Vorgang vermag auch bei der Begattung die Samenmasse in die Kapsel hinaufzupumpen, in derselben Weise, wie es für *Apis mellifica* ausgeführt wurde.

2. *Vespa crabro* ♀.

Der wichtigste Unterschied der Hornissen von *V. norwegica* besteht darin, daß das Chitinrohr in seiner distalen Hälfte einen scharf ausgeprägten Halbkreisbogen beschreibt, dessen Konkavseite dem Oviduct zugerichtet ist, wie auf Fig. 17 für *V. silvestris* gezeigt ist. Eine Einfalzung erleidet das Chitinrohr bei *V. crabro* dagegen nicht. Im Zusammenhang mit diesem komplizierten Bau des Samenganges treffen wir auch eine Veränderung in der Muskulatur gegenüber *V. norwegica*. Vor allem ist die Samenkapsel von einem Ringmuskel umhüllt, den ich als „Compressor der Samenkapsel“ bezeichnen möchte (*cpsk*, Fig. 16). Dieser hat seine Fortsetzung am Samengang in einem Ringmuskel, dessen Fasern in ähnlicher Anordnung wie die des ringförmigen Compressors von *V. norwegica* den Bereich der halbkreisförmigen Krümmung des Chitinrohres umschließen. („Ringförmiger Compressor“ *rcp*, Fig. 15.) Außerdem ist aber noch ein Faserbündel vorhanden, welches im proximalen Teile des Samenganges seitlich auf dessen Außenseite inseriert, die rechtwinkelige Umbiegung des Samenganges überbrückt und außerhalb der Compressorfasern den Samengang in seiner distalen Hälfte in einer Schleife umzieht. Dieser Muskel entspricht in seinem Verlauf dem unpaaren Flexor von *Apis mellifica* und dürfte auch hier dieselbe

Aufgabe erfüllen („Flexor“ *ufl*, Fig. 14 und 15). Seine Anwesenheit ist in Anbetracht der Gestalt und Stärke des Cuticularrohres leicht erklärlich, da im Moment des Erschlaffens des Ringcompressors der Halbkreisbogen infolge der Elastizität des Chitinrohres eine Streckung erfahren muß, zu deren Beseitigung der ringförmige Compressor allein zu schwach und ungeeignet wäre. Das Auftreten der Muskulatur an der Samenkapsel, welche die Spermamasse durch einen Druck auf die Kapselwand in den Wirkungsbereich der Spermapumpe zu befördern hat, korrespondiert mit dem Fehlen der Einfalzung im Chitinrohr, wodurch die Saugwirkung eine wesentlich schwächere ist als bei *V. norwegica*. Außerdem dürfte der Ringcompressor nicht in dem Grade imstande sein, die Wände des Chitinrohres aufeinanderzupressen, wie der Compressor der Apiden, da die Fasern des Ringmuskels von *V. crabro* nicht an allen Stellen senkrecht auf das halbkreisförmig gebogene Chitinrohr einwirken können. Durch den Compressor der Samenkapsel werden also die Spermatozoen in den Stiel der Kapsel befördert, von hier durch den Pumpapparat des Samenganges in den Bereich des Halbkreisbogens angesogen und durch die Wiederverkürzung des Ringcompressors in ihrer Anzahl reguliert. Ebenso werden wir wohl auch dem Kapselcompressor eine entsprechende Mitwirkung bei der Aufnahme der Spermien in das Receptaculum zuschreiben dürfen, indem er durch sein Erschlaffen eine Vergrößerung des Kapsellumens und dadurch eine Einsaugung bewerkstelligt.

Der Mechanismus des Samentaschenapparats besteht demnach bei *V. crabro* in einer durch die muskulöse Samenkapsel unterstützten Spermapumpe.

3. *Vespa silvestris (holsatica)* ♀.

Vgl. hierzu Fig. M und Fig. 17 (Längsschnitt). Nach Verlassen der Samenkapsel zieht der Samengang zuerst ein Stück weit gerade, biegt dann aber plötzlich rechtwinkelig nach der Dorsalseite um und durchläuft den distalen Teil des S-Bogens mit einem vollständigen Halbkreisbogen von sehr geringem Radius, dessen hohle Seite dem Oviduct zugekehrt ist. Das Cuticularrohr ist im Bereich dieser Krümmung sowie schon in einem Teile des vorangehenden gestreckten Abschnitts von der Dorsalseite her eingefalzt, bildet sich daher auf Fig. 17 dorsal als scheinbar dicker ab als auf der Ventralseite. Der proximale Teil des Samenleiters ist hier bedeutend kürzer als bei *V. norwegica*.

Die Samenblase entbehrt hier der Muskulatur ebenso wie bei *V. norwegica*. Dagegen tritt am Samengang eine neue Anordnung der Muskeln auf, die sich aus dem einfacheren Verhalten bei *V. norwegica* ableiten läßt und einen Übergang zu dem bei den Apiden verwirklichten Typus bildet. Die Ringmuskelfasern umschließen nicht mehr den Samengang vollständig, sondern haben sich mit ihren Enden an zwei festen Punkten angesetzt. Sie inserieren jedoch noch nicht, wie bei *Apis* und den höheren Wespen, an einem Chitinvorsprung des Samenganges, sondern an zwei lateralen zapfenartigen Epithelvorwölbungen am proximalen Ende der Samenkapsel. Ein Teil der Fasern zieht von diesen Ansatzpunkten divergent um den distalen, durch die Einfalzung des Chitinrohres ausgezeichneten Abschnitt des Samenganges herum wie die Compressoren der Apiden und soll daher auch hier als Compressor bezeichnet werden (*cp*, Fig. M). Die anderen bilden ein Flexorenpaar, welches wie bei *Apis* an einer durch eine geringe Anschwellung der Chitincuticula (Fig. 17) etwas versteiften Stelle im proximalen Abschnitt des Samenganges lateral inseriert (*fl*, Fig. M).

Bei *V. silvestris* besteht also der Mechanismus wieder lediglich in einer Spermapumpe, deren Wirkungsweise in derselben Weise zu denken ist wie bei *Apis mellifica*. Durch gleichzeitiges Erschlaffen der gesamten Muskulatur wird die Spermamasse in den Samengang hineingepumpt. Die Wiederverkürzung der Fasern des Compressors reguliert die Anzahl der Spermatozoen und schiebt das Bündel durch den Halbkreisbogen durch. Die Flexoren beseitigen die infolge der Elastizität des Chitinrohres entstandene Streckung des Halbkreisbogens, indem sie den früheren Krümmungsgrad wiederherstellen. Auf die umgekehrte Wirkungsweise des Apparats bei der Aufnahme der Spermatozoen in die Kapsel brauche ich nicht mehr besonders einzugehen.

Die bei *Apis* angenommene Bedeutung der S-förmigen Krümmung findet bei den Wespen wiederum eine Bestätigung. Wir sahen schon bei *V. crabro*, daß infolge der Halbkreisform des Chitinrohres die Wirkung des Ringcompressors schwächer und eine Mithilfe des Kapselcompressors erforderlich wurde. Bei *V. silvestris* traten von einem gemeinsamen Ansatzpunkte divergierende Muskelfasern auf, denen überall die Möglichkeit eines senkrechten Druckes auf ihre Unterlage garantiert ist. Ein Kapselcompressor brauchte bei *V. silvestris* daher nicht ausgebildet zu werden.

4. *Polistes gallicus* ♀.

Der vierte Typus bringt abermals eine Veränderung im Aussehen des Chitinrohres. Vgl. hierzu Fig. Y, wo eine Totalübersicht für die mit der Königin genau übereinstimmende Arbeiterin gegeben ist. An der Stelle, wo bei *V. silvestris* die rechtwinkelige Umbiegung liegt, die den Anfang des halbkreisförmigen distalen S-Bogenabschnitts darstellt, läuft der S-förmig gekrümmte Teil des Samenganges an seinem distalen Ende in einen ventralwärts gegen den Oviduct zu gerichteten blinden Fortsatz (*blf*) aus, wodurch der aus der Samenkapsel herausführende Abschnitt des Samenganges gegen den übrigen Teil des letzteren scharf abgesetzt und als „Stiel der Samenkapsel" seitlich in den eigentlichen Samengang einzumünden scheint. Der blinde Fortsatz trägt lateral zu beiden Seiten Chitinverdickungen, an welche von außen Muskelfasern herantreten, die das Epithel durchsetzen (Fig. 18 *chl*). Eine Einfalzung des Chitinrohres im Bereich des Halbkreisbogens findet bei *Polistes* nicht statt.

Die Muskulatur des Samenganges besteht aus einem typischen Compressor, dessen Fasern wie bei den Apiden an den Chitinleisten (*chl*) inserieren und in divergierenden Schleifen die halbkreisförmig gekrümmte distale S-Bogenhälfte umschlingen (*cp*, Fig. 18). Die Samenkapsel besitzt wie bei *V. crabro* einen Ringmuskel (Compressor der Samenkapsel *cpsk*, Fig. Y und 18). Flexoren sind bei der geringen Größe des Samenganges und der schwach chitinisierten inneren Cuticula desselben nicht erforderlich und daher bei *Polistes* auch nicht zur Ausbildung gelangt.

Über die Wirkungsweise der Spermapumpe brauche ich kaum mehr etwas zu sagen. Die Saugwirkung ist wie bei *V. crabro* nur eine geringe, da ohne die Einfalzung des Chitinrohres nur eine geringe Veränderung des Rauminhalts erzielt werden kann. Zudem ist die Ansaugung durch die rechtwinkelige Umbiegung am proximalen Ende des Kapselstieles erschwert. Damit die Spermatozoen in den Wirkungsbereich der Pumpe gelangen können, bedarf es daher noch der Unterstützung durch einen Druck des Compressors der Samenkapsel. Letzterer würde seinerseits auch nicht allein ausreichen, die Spermatozoen in den Eileiter zu schaffen, da nicht nur die rechtwinkelige Umbiegung, sondern auch der blinde Fortsatz des Samenganges, in den sich die Spermien leicht hineinverirren könnten, bei der Weiterbeförderung der Spermatozoen hinderlich sein würden. Den weiteren Transport und die Regulierung der Größe des

Spermienpakets hat der Compressor des Samenganges zu besorgen. Umgekehrt schafft letzterer bei der Aufspeicherung der Spermien nach der Begattung die Spermien bis in die Gegend des blinden Fortsatzes, von wo sie dann vermöge der Tätigkeit des Kapselcompressors in den Samenbehälter eingesogen werden.

5. *Vespa germanica* ♀, *Vespa vulgaris* ♀.

Die kompliziertesten Samentaschenapparate besitzen *V. germanica* und *V. vulgaris* (Fig. N, Längsschnitt, Fig. 19). Aus der Kapsel führt ähnlich wie bei *Polistes* ein englumiger, dünner, gegen den Samengang abgesetzter Stiel heraus. Der blinde Fortsatz des Samenganges (*blf*) am distalen Ende des S-Bogens ist, wie auch die scharf halbkreisförmig gekrümmte distale S-Bogenhälfte stark chitinisiert und mit zwei lateralen Chitinleisten zum Muskelansatz versehen (*chl* Fig. 20). Eine Einfalzung des Chitinrohres ist nirgends festzustellen.

Die Samenkapsel ist von einem starken Ringmuskel umschlossen (Compressor der Samenkapsel, *cpsk*). Der Samengang ist fast überall von Muskeln umgeben, so daß es begreiflich erscheint, wie Marchal sämtliche Muskelbündel in einen „muskulösen Überzug“ zusammenwerfen konnte, die Orientierung ist in diesem komplizierten Fasergebilde außerordentlich schwierig. Bei genauerer Betrachtung lassen sich 5 Muskelzüge am Samengang unterscheiden. Zunächst ein Compressor, der an den lateralen Chitinverdickungen (*chl*, Fig. 20) inseriert und unter Divergenz seiner Fasern den distalen halbkreisförmig nach außen gekrümmten Teil des Samenganges halbbogenförmig umschließt (*cp*, Fig. N). Ferner ein Flexorenpaar (*fl*), welches genau wie bei *Apis* angeordnet ist. Außerdem findet sich hier ein Muskelbündel, welches distal von den Flexoren auf der Außenseite des Epithels in der proximalen Hälfte des Samenleiters inseriert, an diesem nach unten und in einer Schleife um seine Unterseite herumzieht, um auf der anderen Seite zu seinem entsprechenden Ansatzpunkte zurückzukehren. Diese Fasern, deren Kontraktion ein Zusammendrücken des Samenganges zur Folge hat, dürften vermutlich der Weiterbeförderung der Samenelemente in der proximalen S-Bogenhälfte dienen (akzessorischer Compressor, *accp*). Einige Fasern dieses Bündels ziehen mit dem Samengang parallel, gesellen sich den Fasern des distalen Compressors zu und umschlingen wie diese die dorsale Seite des Samenganges. Diese dürften ähnlich wie bei

Apis und *V. crabro* die Rolle eines unpaaren Flexors (*ufl*) übernommen haben.

Cheshire fand am Samengang von *V. vulgaris* im ganzen 3 Muskeln. Seine beiden Schließmuskeln entsprechen seiner Figur nach den äußersten distalen und den äußersten proximalen Fasern unseres Compressors, der dritte Muskel einem der paarigen Flexoren, den er aber ebenfalls nicht in seinem ganzen Verlaufe auffand. Seine Darstellung erweist sich demnach als äußerst lückenhaft.

Der komplizierte Samentaschenapparat der beiden volkreichsten Wespenarten ist auf die äußerste Sparsamkeit im Verbrauch der Spermatozoen eingerichtet. Demgemäß ist die Saugwirkung infolge des Fehlens einer Einfalzung im Samengang nur sehr gering. Damit überhaupt Spermatozoen in den Bereich der Spermapumpe gelangen, ist wie bei *Polistes* eine Kontraktion der Kapselwand durch den Kapselcompressor erforderlich. Der größere Maßstab des Organs, besonders die ungemein starke elastische Chitincuticula, erklärt die kräftigere Ausbildung der Flexormuskeln. Da zudem noch der proximale Abschnitt des Samenganges verhältnismäßig länger ist als bei den übrigen Wespenarten, bedarf es zur Vermittlung des Spermientransports durch diese Partie noch eines weiteren Muskels, des akzessorischen Compressors, dessen Anwesenheit bei den früher behandelten Wespen durch die Kürze des Samenganges erspart blieb.

Die einzellebenden Wespen konnte ich in Ermangelung von Material nicht untersuchen. Indes geht schon aus Siebold's Angaben über den Bau des Chitinrohres hervor, daß diese mit den sozial lebenden Wespen in ähnlicher prinzipieller Übereinstimmung stehen wie die solitären Apiden mit *Apis* und *Bombus*.

e) **Formiciden** ♀♀.

Die Entdeckung des Receptaculum seminis bei Ameisen geht auf Siebold (1843) zurück, welcher von der Form und dem äußeren Aussehen bei *Formica cunicularia (rufibarbis)* eine recht anschauliche Beschreibung gab. Bei Leuckart (1858), der über die Rudimentation des Organs bei den Arbeiterinnen außerordentlich feine Beobachtungen angestellt hat, finden wir über die Samentasche der Königinnen gar keine Angaben. Auch Leydig (1867), der das Receptaculum bei *Formica fusca* beobachtete, widmet ihm nur wenige

Worte. Ausführlicher beschäftigte sich mit den Geschlechtsorganen der Ameisen ADLERZ (1887), dessen lediglich auf Totalpräparate gegründete Beobachtungen und Zeichnungen jedoch zum Teil noch sehr ungenau sind. In neuerer Zeit gab schließlich noch JANET (1902) eine kurze, aber nur sehr unvollständige Beschreibung des Receptaculum seminis bei *Myrmica rubra*. Eine eingehendere Untersuchung des Organs wurde bei den Ameisen demnach bis jetzt noch nicht vorgenommen.

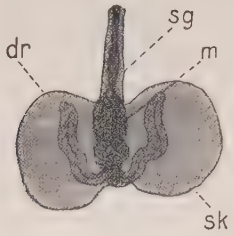


Fig. O.

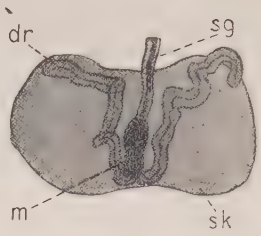


Fig. P.

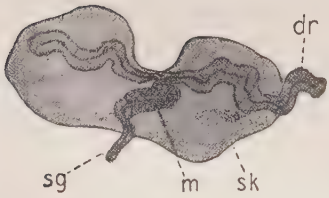


Fig. Q.

Fig. R.

Fig. O—R. Übersichtsbilder vom Receptaculum seminis der Ameisenköniginnen. Fig. O. *Camponotus ligniperdus* ♀. Fig. P. *Formica pratensis* ♀. Fig. Q. *Tetramorium caespitum* ♀. Fig. R. *Myrmica rubida* ♀. Nach Totalpräparaten, etwas schematisiert. 60 : 1.

sk Kapsel. *dr* Anhangsdrüsen. *sg* Samengang. *epp* Epithelpolster. *m* Pumpapparat.

Die Samenkapsel besteht fast bei allen zur Untersuchung gelangten Ameisenarten aus 2 kugelförmigen Blasen, welche mit einem Teile ihrer Oberfläche miteinander verwachsen und zu einem einheitlichen Behälter verschmolzen sind. Das ganze Gebilde wird demnach am besten als hantelförmig bezeichnet (Fig. O u. P). Mitunter ist diese Form durch eine einseitige stärkere Einbuchtung etwas modifiziert, so daß man eher von Nierenform sprechen könnte, so bei *Lasius* und *Tetramorium* (Fig. Q). In manchen Fällen (*Myrmica*,

Tapinoma) ist die Einbuchtung nur verschwindend gering, so daß das Samenbläschen nahezu Kugelgestalt erhält (Fig. R).

Das Receptaculum ist derart im Abdomen orientiert, daß die beiden kugelförmigen Blasen bei Aufsicht vom Rücken her symmetrisch zu beiden Seiten der Mittellinie des Körpers erscheinen. Der Ausführungsgang beginnt wie bei den Apiden auf der Dorsalseite der Kapsel, jeweils in der eingebuchteten Mitte des hantel- oder nierenförmigen Gebildes. In den Eileiter mündet er nicht, wie in den früheren Fällen, direkt ein, sondern er endigt in einer geräumigen Einfaltung der dorsalen Wand des Oviducts (*tf*, Fig. 22, 24, 25, 26), die von der weiter unterhalb (caudal) befindlichen Bursa copulatrix (*bcop*) wohl zu unterscheiden ist. Die Orientierung des Samenganges ist verschieden. Da die Samenkapsel meist dicht am oberen Ende der Bursa copulatrix gelegen ist, so kommt sie je nach der Ausdehnung der letzteren bald mehr caudal (*Camponotus*, Fig. 24), bald mehr ventral (*Formica*, Fig. 22) von der eben erwähnten Falte des Oviducts (*tf*) zu liegen, von welcher der Samengang (*sg*) seinen Ursprung nimmt.

Die paarigen Anhangsdrüsen stellen schmale zylindrische Gebilde von ziemlicher Länge dar, welche in unregelmäßigen kleinen Windungen verlaufen und der Samenkapsel nicht direkt aufliegen, sondern durch eine Schicht von Fettgewebe von derselben getrennt sind. Nur in der Nähe ihrer Insertionsstelle nähern sie sich dem Receptaculum und vereinigen sich zu einem kurzen, gemeinschaftlichen Drüsenkanal, welcher von der dorsalen Seite her in den Ductus seminalis einmündet. Fig. O—R zeigen die Drüsen in Totalansicht (*dr*). Die von Siebold beschriebenen Verästelungen der Drüsen konnte ich nicht bestätigen. Auf Schnitten lassen sich nirgends Verzweigungen erkennen. Auf Totalpräparaten kann es freilich leicht vorkommen, daß die Windungen der Drüsenschläuche den Eindruck von Verästelungen erwecken.

Die histologische Ausbildung der Kapselwand ist bei den Ameisen höchst merkwürdig. Auf Totalpräparaten zeigt sich die Samentasche im leeren Zustande als ein glashelles Bläschen, welches sich mit den angewandten Farbstoffen nicht imprägniert. Erst bei stärkerer Vergrößerung vermag man einzelne kleine, zerstreute gefärbte Punkte wahrzunehmen. Schnitte ergeben, daß ein gleichmäßiges Epithel, wie bei den Apiden und Vespiden, nicht vorhanden ist. Das Lumen der Kapsel ist von einer Chitincuticula umgrenzt. In der Umgebung der Einmündung des Samenganges (*sg*) setzt sich das hohe Epithel

des letzteren eine kurze Strecke auf der Samenkapsel fort und bildet hier ein Polster von ansehnlicher Dicke (*epp*, Fig. 27, 33, 35, 37). In einiger Entfernung von der Eintrittsstelle des Samenganges nimmt jedoch die Höhe der Zellen ab. Im größten Teile der Kapsel besteht das Epithel nur aus einer äußerst dünnen Schicht von flachgedrückten, plattenförmigen Zellen, deren Aussehen sich stark von den Zellen des Epitelpolsters in der Nähe des Kapselmundes unterscheidet. Bei *Formica* und *Lasius* (Fig. 27, 35) wird es stellenweise so niedrig, daß es kaum nachzuweisen ist. Dieser Rückgang des Epithels, auf den schon Adlerz aufmerksam machte, ist wohl von Bedeutung für das Fassungsvermögen der Samenkapsel, indem er der Chitincuticula gestattet, den dem Receptaculum dargebotenen Raum des Abdomens möglichst weitgehend auszunützen. Im leeren Zustande erleidet die Samenblase oft bedeutende Deformationen. Die Cuticula ist in zahlreiche kleine Fältchen gelegt, und die gegenüberliegenden Wände der Kapsel sind einander häufig genähert; vgl. Fig. 27.

Der Samengang stellt in seinem proximalen Teil ein zylindrisches enges Röhrchen dar (vgl. Fig. 32), welches sich durch das niedrigere innen schwach chitinisierte Cylinderepithel seiner Wandung vom Oviduct und seiner Falte unterscheidet (Fig. 22 u. a.). Im distalen Abschnitt (s. Fig. 27, 29—31, 33, 35, 37) nimmt das Epithel an Höhe zu bis zum Übergang in das Epithelpolster (*epp*) der Samenkapsel. Auf der dorsalen Seite vollzieht sich dies rascher als auf der ventralen, wo sich die Zellen nicht so stark in die Höhe strecken. Die Wände rücken auseinander und umschließen einen flaschenförmig erweiterten Raum von zylindrischer Gestalt. Die Chitinauskleidung nimmt in dieser Region an Stärke zu und erscheint auf Schnitten intensiver gefärbt. Am distalen Ende der Erweiterung, kurz vor dem Eintritt des Ductus seminalis in die Samenkapsel, mündet von der dorsalen Seite her der gemeinsame Drüsenkanal in den Samengang ein (*drk*, Fig. 27 etc.).

Die weiteren Einzelheiten im Bau des distalen Samengangabschnitts sind bei den einzelnen Unterfamilien der Ameisen verschieden, so daß eine getrennte Darstellung nötig wird:

1. Camponotinen. Bei den Camponotinen ist der erweiterte Abschnitt gerade gestreckt; seine Wandungen sind sogar bisweilen noch etwas bauchig nach außen vorgewölbt (*Formica*, Fig. 27). Nur bei *Camponotus* (Fig. 33) ist an der erweiterten Partie des Samenganges eine schwache Krümmung zu bemerken, deren Konkavität dem

Samenbehälter zugewandt ist und die in Verbindung mit einer nach dem Receptaculum zu konvexen Umbiegung beim Übergang in den verengerten proximalen Abschnitt des Samenganges an die S-förmige Krümmung bei den Apiden und Vespiden erinnert. Der Eintrittsstelle des Drüsenkanals ungefähr gegenüber ist an der ventralen Wand die Chitincuticula muldenförmig eingesenkt und im Grunde dieser Vertiefung etwas leistenförmig verdickt (*chl*, Fig. 27, 33, 35). Diese Chitinleiste dient als Insertionsstelle für die Muskulatur des Samenganges. Diese besteht bei den Camponotinen lediglich aus einem Compressor, dessen Fasern wie bei den Bienen und Wespen von ihrer Ansatzstelle zu beiden Seiten der Chitinleiste divergierend den flaschenförmig erweiterten Abschnitt des Samenganges wie eine Kappe umhüllen (vgl. Fig. S sowie die Querschnitte Fig. 29—31). Besonders zahlreich sind die Fasern dieses Muskels bei *Camponotus* (Fig. 33 u. 34 *cp*) entwickelt, wo sie noch den Anfang des Drüsenkanals mit umschlingen. Bei *Formica* (Fig. 27 u. 28) und *Lasius* (Fig. 35 u. 36) ist die Zahl der Fasern geringer (*cp*). Überall sind sie in zwei mehr oder weniger deutlich voneinander abgehobenen Gruppen angeordnet, von denen die distale bei *Lasius* (Fig. 36) deutlich größer, bei den übrigen Arten jedoch ebenso stark wie das proximale Bündel erscheint.

Distal von der Einmündung des Drüsenkanals geht der Samengang bei den Camponotinen mit einer scharfen rechtwinkeligen Umbiegung und ziemlich weitem, nur bei *Camponotus* (Fig. 33) etwas verschmälertem Lumen in die Samenkapsel über (Stiel der Samenkapsel *st*, Fig. 27 etc.).

2. Dolichoderinen. Die Dolichoderinen (*Tapinoma*) schließen sich im Bau ihrer Spermapumpe unmittelbar an die Camponotinen an, und zwar in vollkommener Übereinstimmung mit dem für *Camponotus* dargestellten Typus, der durch eine schwache S-förmige Krümmung des erweiterten Samengangabschnitts und einen stärkeren Compressor charakterisiert ist.

3. Myrmicinen. Bei den Myrmicinen ist die flaschenförmige Erweiterung im distalen Abschnitt des Samenganges nicht gerade gestreckt, sondern in eine schwache S-förmige Krümmung des Samenganges miteinbezogen (Fig. 37). Der Stiel der Samenkapsel ist in seinem distalen Teile beträchtlich verengert und setzt in rechtwinkeligem Verlauf den letzten S-Bogen fort. Gegenüber der Ein-

mündungsstelle der Drüsen ist die Chitinmembran gegen das Receptaculum vorgebuchtet und leistenartig verdickt (chl_1). An dieser Vorwölbung inserieren seitlich wie bei den Camponotinen 2 Compressorbündel, welche die distale Hälfte des erweiterten Samengangabschnitts auf ihrer dorsalen konvexen Seite kappenförmig umschließen (*cp*, Fig. T, Fig. 37 u. 38). Dazu gesellt sich bei den Myrmicinen nun noch eine zweite Muskelgruppe, deren Fasern sich ebenfalls an der erwähnten ventralen Chitinleiste (chl_1) anheften, jedoch nicht auf die Dorsalseite des Samenganges hinaufführen, sondern deutlich lateral diesem (auf beiden Seiten) parallel zu einem zweiten ventralen Chitinvorsprunge (chl_2) am proximalen Ende der Erweiterung des Samenganges hinziehen (Fig. 38 u. 39 *fl*). Diese Faserbündel stellen also einen paarigen lateralen Längsmuskel dar, den wir nach seiner Anordnung am besten als Flexor deuten und bezeichnen.

Nach obiger Darstellung von der Anatomie des Receptaculum seminis hat die Spermapumpe bei den Formiciden eine höchst merkwürdige Veränderung gegenüber den bisher beschriebenen Typen

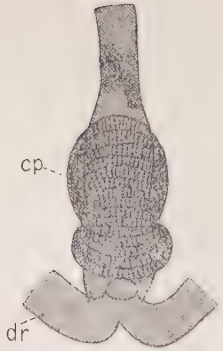


Fig. S.

Fig. T.

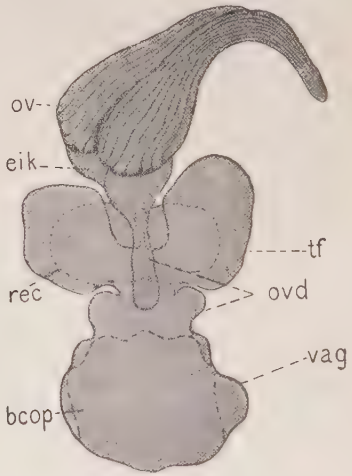


Fig. U.

Fig. S. u. T. Distales Ende des Samenganges. Fig. S. *Formica pratensis* ♀. Fig. T. *Myrmica rubida* ♀. Nach Totalpräparaten, etwas schematisiert. 150 : 1. *cp* Compressor. *fl* Flexor. *dr* Drüsen.

Fig. U. Geschlechtsorgane von *Formica pratensis* ♀. Schematisiertes Übersichtsbild, von der Ventralseite gesehen, nach einem Totalpräparat. 20 : 1. *ov* Ovarien. *eik* Eikelche. *ovd* Oviduct. *tf* Eileitertasche, das Receptaculum seminis *rec* (punktiert) verdeckend. *vag* Vagina, dahinter (punktiert) die Bursa copulatrix *bcop*.

erfahren. Da es bei den Ameisen nur äußerst schwer und selten gelingen dürfte, durch Fixierung im Moment der Eiablage die Tätigkeit des Apparats zu erschließen, so müssen wir uns vorläufig auf Vermutungen über den Mechanismus beschränken.

Die Ameisenköniginnen sind meist mehrere Jahre hindurch tätig. Daher ist bei ihnen, zumal sie zum Teil sehr volkreiche Kolonien zu erzeugen haben, ein besonderer Grad von Sparsamkeit im Spermienverbrauch notwendig. Es wäre jedoch verfehlt, die Feinheit der Regulierung nur durch eine besondere Verengerung des Chitinrohres vergrößern zu wollen, da in diesem Fall auch die Einfuhr der Spermatozoen in die Samenkapsel wesentlich erschwert würde. Der Mechanismus hat sich daher auch bei einigen Formiciden anders gestaltet.

Bei der Weite des Stieles der Samenkapsel und des von den Compressoren umhüllten Samengangabschnittes bei den Camponotinen, vor allem *Formica* und *Lasius*, scheint es mir ausgeschlossen, daß eine Regulierung der Spermatozoenzahl in derselben Weise wie bei den Apiden und Vespiden stattfinden kann. Andrerseits dürfte aber durch diese Form des Chitinrohres auch die Saugwirkung beträchtlich schwächer geworden sein. Denn beim Erschlaffen der Compressorfasern können die bereits weit auseinanderstehenden Wände des Samenganges, die zudem noch nach außen bauchig vorgewölbt sind, bei der größten Elastizität schwerlich noch so viel weiter auseinanderweichen, daß eine bedeutende Vergrößerung des Rauminhaltes zustande käme. Ich glaube daher, daß durch diese Spermapumpe von vornherein nur ein sehr kleines Spermienpaket aus der Kapsel herausgeholt werden kann, welches einer nochmaligen Regulierung durch die Kontraktion des Compressors nicht bedarf. Auf diese Weise würde hier bei möglichster Vereinfachung des Apparats die größte Feinheit in der Spermienverteilung erzielt.

Eine Annäherung an die früheren Typen der Spermapumpe zeigt sodann *Camponotus*. Hier ist der Stiel der Samenkapsel an seinem distalen Ende etwas mehr verengt. Gleichzeitig ist die Zahl der Muskelfasern größer und der Samengang nach der Dorsalseite zu konvex gekrümmt. Auf Fig. 33 erscheint zudem noch die dorsale Wand des Samenkanals im Bereich der Erweiterung in Falten gelegt, was darauf schließen läßt, daß bei dieser Ameisenart eine bedeutendere Erweiterung des Lumens, also auch eine stärkere Saugwirkung, möglich ist. Der Effekt dieser Spermapumpe kann bei Vergrößerung der Saugwirkung und gleichzeitiger Verengerung des Stieles der Samenkapsel zwar als etwas geringer als bei *Formica*

und *Lasius*, aber immerhin dem dortigen nicht viel nachstehend angesehen werden.

Die Spermapumpe der Myrmicinen würde sodann hinsichtlich ihrer Wirkungsweise ein Übergangsglied zwischen *Camponotus* und dem Apidentypus darstellen. Der Tonus der Compressoren wird hier unterstützt von einem Flexorenpaar, welchem nach seiner Anordnung kaum eine andere Aufgabe zukommen kann als durch Annäherung der beiden Chitinleisten die nach der Innenseite des Samenganges konvexe Krümmung der dazwischen liegenden ventralen Wand zu verstärken nnd so den Rauminhalt des Samenganges zu verringern. Beim Erschlaffen der Muskulatur wäre demgemäß auch eine stärkere Erweiterung und Saugwirkung möglich. Gleichwohl könnte auch in diesem Falle nur ein sparsam abgemessenes Spermienbündel angesogen werden, da die Größe desselben durch das außerordentlich verengte Lumen des Kapselstieles reguliert wird. Die Spermapumpe von *Formica* kann dieser Apparat an Feinheit freilich nicht erreichen.

Der Myrmicinentypus, der mit den Apiden und Vespiden die meisten gemeinschaftlichen Merkmale aufweist, dürfte aus diesem Grunde als der ursprünglichste unter den hier behandelten Ameisen gelten. *Tapinoma* und *Camponotus* vermitteln von hier den Übergang zu der am meisten abweichenden Spermapumpe von *Formica* und *Lasius*.

Auf die Untersuchung der Ponerinen und Dorylinen mußte ich infolge Materialmangels verzichten.

Besondere Aufmerksamkeit verdient noch die Falte des Oviducts, in welche der Samenkanal einmündet. Diese zeigt besonders bei *Formica* eine sehr auffallende Entwicklung. Man betrachte hierzu Fig. U, welche die Geschlechtsorgane von *Formica* übersichtlich darstellt, sowie die Schnittfig. 22. Der unpaare Oviduct (*ovd*) wendet sich nach der Vereinigung der paarigen Eileiter mit einer scharfen Biegung abwärts auf die Ventralseite des Körpers. Sein anfangs sehr niedriges Epithel nimmt caudalwärts an Höhe zu. Ebenso erreicht auch hier die Muskulatur auf der Außenseite des Oviducts eine gewaltige Stärke, während das Lumen eine starke Verminderung erfährt, indem sich die Wandungen in kleine Falten legen und von dorsal nach ventral stark zusammengedrückt werden (vgl. Querschnitt, Fig. 23). Weiterhin caudalwärts macht der Oviduct wieder eine Wendung nach dorsal, um dann in plötzlichem Knie wieder in die ursprüngliche Richtung caudalwärts umzubiegen

(s. Fig. 22). An dieser Stelle senkt sich dorsal das Epithel tief ein zu jener oben erwähnten Tasche (*tf*), in die der Samengang einmündet. Diese Tasche erstreckt sich nicht nur ziemlich weit dem Oviduct parallel rostralwärts zurück, sondern reicht auch nach beiden Seiten weit über die Breite des Eileiters hinaus, indem sie in 2 mächtige, auf Fig. U zu beiden Seiten des Eileiters erscheinende laterale rautenförmige Lappen ausgezogen ist. Im Bereich dieser beiden Lappen, die auch auf Fig. 23 zu beiden Seiten des Oviducts angeschnitten sind, wie in deren mittlerem Verbindungsstück, welches an seinem distalen Ende den Samengang aufnimmt, ist die taschenförmige Einfaltung stark dorsoventral zusammengedrückt und ihre Wandung in zahlreiche Falten gelegt, so daß das Lumen trotz des Umfangs des ganzen Gebildes kein sehr großes ist. Die Wandung dieses zweilappigen Körpers wird aus hohem Cylinderepithel, einer Chitincuticula und einem starken äußeren Muskelüberzuge gebildet, welcher, wie auch die Muskulatur des Oviducts, aus longitudinalen und transversalen quergestreiften Muskelfibrillen besteht (Fig. 23).

Bei *Lasius* ist die Bildung der taschenförmigen Ausbuchtung des Eileiters ähnlich wie bei *Formica*. Die Lappen sind hier jedoch nicht so stark rostralwärts, sondern mehr seitlich ausgezogen. Bei *Camponotus*, den Myrmicinen und *Tapinoma* fehlen die beiden seitlichen Lappen; immerhin hat auch hier die Falte noch eine beträchtliche Breitenausdehnung, welche der des verbreiterten untersten Eileiterabschnitts gleichkommt, welcher bei den Ameisen stets die Breite, dorsoventrale Abplattung und starke Chitinisierung annimmt, die er normalerweise auch bei den Apiden und Vespiden aufweist.

Die Frage, welche Bedeutung dieser bei *Formica* und *Lasius* so seltsam ausgebildeten taschenförmigen Einfaltung zukommt, läßt sich nicht so leicht entscheiden. Eine ihrer Aufgaben wird es sicherlich sein müssen, ähnlich wie die Eileitervorwölbung bei den Apiden, bei der Befruchtung das Micropylende des Eies aufzunehmen. Daß die Befruchtung davon abhängig sein sollte, daß die Spermatozoen das Ei im Oviduct oder in der Vagina aufsuchen müßten, ist bei dem geräumigen Umfange des Oviducts und seines taschenförmigen Anhanges, in dem ein so geringes Spermienpaket, wie es die Spermapumpe bei den Ameisen abgibt, sich sicherlich verlieren müßte, ohne jemals das Ei zu erreichen, undenkbar. Das Anhangsgebilde des Eileiters würde demnach als Befruchtungstasche zu bezeichnen sein. Ihre starke Muskulatur dürfte derselben bei dieser Funktion gut zustatten kommen. Diese Erklärung reicht jedoch noch nicht aus,

um bei *Formica* und *Lasius* die mächtigen seitlichen Lappen verständlich zu machen. Nun haben wir aber gerade bei diesen beiden Arten Pumpapparate von besonders schwacher Saugwirkung aufgefunden. Es liegt daher nahe, daran zu denken, daß dieses muskulöse Anhangsgebilde des Oviducts vielleicht beim Transport der Spermatozoen in die Samenkapsel die schwache Pumpbewegung unterstützen könnte, ähnlich wie wir bei einigen Wespen zur Unterstützung schwacher Pumpapparate eine Kapselmuskulatur auftreten sahen. Es wäre denkbar, daß die Spermatozoen bei der Begattung zuerst in die Eileitertasche hineingelangen und von hier, indem die Muskulatur die Wände der Tasche zusammendrückt, in den Samengang und in den Bereich der Spermapumpe hineingepreßt würden, während sich gleichzeitig unterhalb des Taschenanhangs der Eileiter durch Muskelkontraktion schließt und ein Zurückweichen der Samenmasse verhindert. Bei *Camponotus*, *Tapinoma* und den Myrmicinen, wo die seitlichen Lappen der Falte fehlen, findet sich ein stärkerer Pumpapparat, der einer solchen Unterstützung in geringerem Maße bedarf.

Zum Schluß sei noch mit wenigen Worten auf die Bursa copulatrix eingegangen. Dieselbe liegt genau in der dorsalen Verlängerung der Scheide und stellt eine dorsoventral abgeplattete Tasche von großer lateraler Ausdehnung dar. Ihre Wand besteht bei *Formica* (Fig. 22) aus hohen und schmalen Cylinderzellen sowie einem mächtigen inneren Chitinbelag. Am distalen Ende ist die Wandung in eine gewisse Anzahl Falten gelegt. Auch bei *Myrmica* ist die Begattungstasche in ähnlicher Stärke entwickelt (Fig. 26). Bei *Lasius*, *Camponotus* u. a. (Fig. 24, 25) weist ihre Wandung dagegen nur niedere Cylinderzellen und eine schwächere Chitinlamelle auf. Die Größe der Bursa copulatrix korrespondiert mit der Größe der zugehörigen Männchen, welche bei *Formica* unter sämtlichen Ameisenarten am größten ausgebildet sind. Bei *Myrmica* sind sie im Verhältnis zu den Weibchen ebenfalls von recht bedeutender Größe, während sie dagegen bei *Camponotus* und *Lasius* wesentlich kleiner sind. Die Länge der Begattungstasche beträgt bei *Formica* 1,2 mm, *Myrmica* 0,5 mm, *Camponotus* 0,4 mm, *Lasius* 0,2 mm.

II. Das Receptaculum seminis der Arbeiterinnen.

a) *Apis mellifica* ♀.

Die Existenz einer verkümmerten Samentasche bei den Arbeitsbienen ist schon seit langer Zeit bekannt. Dieselbe wurde zuerst

von Ratzeburg, später von Siebold (1843) beobachtet und schließlich von Leuckart (1858) auch genauer beschrieben und abgebildet (Fig. V). Während Siebold in dem kolbig verdickten distalen Abschnitt des Rudiments die zusammengefallene Samentasche zu sehen glaubte, fand Leuckart, daß das ganze Gebilde nur dem Samengang und den beiden Anhangsdrüsen (*dr*) der Königin entspreche und daß die Samenkapsel nur durch einen „sehr unbedeutenden kegelförmigen Anhang" repräsentiert werde, „durch ein Gebilde, das sich äusserlich nicht einmal abzeichnet". Demgemäß hat Leuckart bereits die Untauglichkeit des Rudiments zur Aufnahme von Sperma richtig festgestellt. Nur seine genaueren histologischen Angaben wie z. B. von der Anwesenheit des „bei der Königin beschriebenen Muskelapparats" lassen nach unserer erweiterten Kenntnis von der Beschaffenheit des Organs bei der Königin eine Nachprüfung auf Schnitten wünschenswert erscheinen.

Fig. 1 gibt einen Längsschnitt durch das Rudiment. Das ganze Gebilde besteht aus einer ziemlich langen und schmalen, zylindrischen, am Ende kolbig verbreiterten Ausstülpung des Eileiterepithels, deren Lumen noch von einer dünnen, distal an Stärke zunehmenden Chitincuticula ausgekleidet ist. An seinem distalen Ende ist der enge Kanal dieser Ausstülpung etwas erweitert und spaltet sich in einen sehr kurzen, blind endigenden ventralen Ast (*st*) und in einen etwas längeren dorsalen, der sich nochmals in 2 kleine blind endigende Kanälchen gabelt. In der Umgebung des dorsalen Astes und seiner beiden Endzweige liegen zahlreiche Drüsenzellen (*dr*). Die kolbig verdickte distale Hälfte des Organs ist von quergestreiften Muskelfasern (*cp*) umschlossen, die den Kanal jedoch nicht vollständig ringförmig, sondern nur halbbogenförmig umfassen und sich mit ihren beiden Enden an die Außenseite des Epithels anheften. Auch einige Nervenfasern treten an die Muskulatur und das Drüsengewebe heran.

Wir haben somit in dem vorstehend beschriebenen Gebilde lediglich ein Rudiment des Samenganges und der beiden Anhangsdrüsen zu erblicken. Die Samenkapsel ist vollkommen verschwunden. Die kurze ventrale Ausstülpung, die Leuckart als Rest der Samenblase ansprach, kann nur dem Stiele derselben entsprechen. Die Muskelfasern repräsentieren die Reste der Compressoren.

b) *Bombus* ♀. Vespiden ♀♀.

Die Angaben von Siebold (1843) und Leuckart (1858), daß die Arbeiterinnen der Hummeln und Wespen „in der Bildung ihrer

Scheide und ihres Receptaculum seminis sich unmittelbar an die Königinnen anschließen“ und sich daher „vom anatomischen Standpunkte aus als völlig begattungs- und befruchtungsfähig erweisen“, kann ich nach genauer histologischer Nachuntersuchung vollkommen bestätigen. Das Chitinrohr und die Muskulatur der Spermapumpe

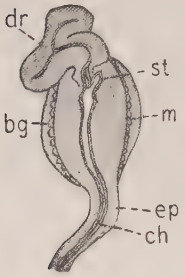


Fig. V.

Fig. W.

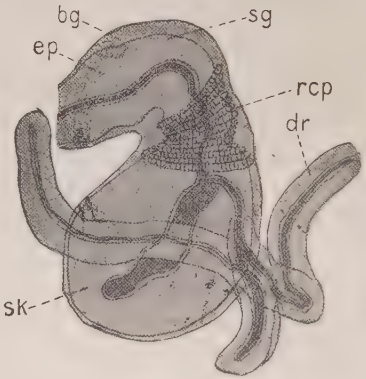


Fig. X.

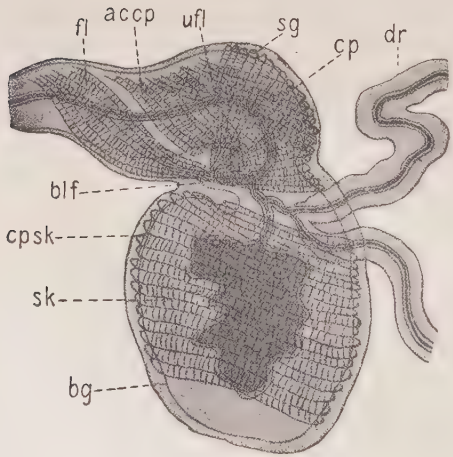


Fig. Z.

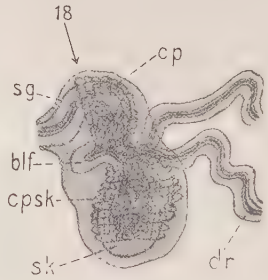


Fig. Y.

Fig. V. Rudiment des Receptaculum seminis bei *Apis mellifica* ♀, nach LEUCKART. *ep* Epithel. *ch* Chitinbelag. *m* Muskeln. *bg* Bindegewebe. *dr* Drüsen. *st* Kapselstiel.

Fig. W. Receptaculum seminis von *Bombus hortorum* ♀. Totalansicht von der Dorsalseite. 60 : 1. Erklärung s. Fig. F1 u. F2.

Fig. X—Z. Receptaculum seminis bei Wespenarbeiterinnen. Fig. X. *V. norwegica* ♀. Fig. Y. *Polistes gallicus* ♀. Fig. Z. *Vespa germanica* ♀. Nach Totalpräparaten, etwas schematisiert, Muskulatur nach Schnitten rekonstruiert. 150 : 1. Erklärungen s. Fig. L—N. Der Pfeil auf Fig. Y gibt die Richtung des Schnittes Fig. 18 an.

zeigen in allen Fällen dieselbe anatomische und histologische Ausbildung wie bei den Königinnen. Ich verweise nur auf Fig. W und Schnittfig. 9 (*Bombus*), Fig. X—Z (Wespen), aus welchen die Übereinstimmung mit den Königinnen mit hinreichender Klarheit ersichtlich ist. Der einzige Unterschied besteht jeweils darin, daß die Gesamtgröße des Organs bei den Arbeiterinnen eine wesentlich geringere ist. Der Durchmesser der Samenkapsel beträgt bei

	♀	☿
Bombus	0,3 mm	0,2 mm
Vespa germanica — *vulgaris* — *norwegica*	0,4	0,17
Polistes gallicus	0,2	0,08

Die Samentasche erreicht demnach bei den Arbeiterinnen der Hummeln etwa $^2/_3$, bei den Wespen kaum die Hälfte der Größe, die das Organ bei den Königinnen besitzt.

Spermatozoen habe ich in den Samentaschen der Arbeiterinnen niemals vorgefunden. Daß diese Organe aber tatsächlich Spermien aufnehmen können, wurde schon von Siebold (1871) an *Polistes* beobachtet. Eines der übriggebliebenen Hilfsweibchen eines entweiselten Stockes begattete sich mit einem Männchen desselben Nestes, und bei nachfolgender anatomischer Untersuchung zeigte sich das Receptaculum seminis dieser Arbeiterin mit Samenmasse angefüllt.

c) **Formiciden** ☿☿.

Über die Ameisen berichtet Leuckart (1858), daß eine Samentasche den Arbeiterinnen (*Formica rufa*) in der Regel vollständig fehle. Nur in einigen Fällen konnte er dieselbe als ein „helles und pralles Chitinbläschen von 0,08 mm im Durchmesser" auffinden, „das durch einen äusserst dünnen Gang in die Scheide einmündete und von einer einfachen Zellenlage umhüllt war". Zwei späteren Forschern, Adlerz (1887) und Janet (1902), sind diese Bildungen vollständig entgangen. Beide stellten schlechthin fest, daß ein Receptaculum bei den Arbeiterinnen nicht vorkomme. Tatsächlich bedarf es auch sehr umfassender Untersuchungen, um die nur bei einzelnen äußerlich in keiner Weise besonders gekennzeichneten Exemplaren auftretenden Rudimente der Samentaschen aufzufinden,

die ihrer Kleinheit wegen äußerst leicht zu übersehen und nur auf Schnittserien mit genügender Sicherheit festzustellen sind.

Der Eileiter zeigt bei sämtlichen Ameisenarbeiterinnen in seinem Verlauf und Bau große Annäherung an den der Königinnen. Fig. 40, 42, 44, 45, 46, 48, 49 u. 50 stellen die Eileiter von *Myrmica*, *Tapinoma*, *Leptothorax*, *Camponotus*, *Polyergus* und *Formica* im Längsschnitt dar. Mit mehr oder weniger deutlichem Knie ist der Oviduct (*ovd*) wie bei der Königin gegen die Vagina (*vag*) abgesetzt. Die Übergangsstelle besitzt bisweilen noch eine kleine dorsale Ausfaltung, welche sich als Rest der Bursa copulatrix deuten ließe (z. B. Fig. 40, 42, 46 *bcop*). Die Wandung des Eileiters besteht aus einem auf der Innenseite chitinisierten niedrigen Cylinderepithel, welches vielfach in zahlreiche winzige Fältchen gelegt erscheint, besonders in der von Muskeln umschlossenen Region. Die Muskulatur des Eileiters (*m*), deren Auftreten ADLERZ in Abrede stellte, ist in allen Fällen vorhanden, in der Regel aber schwächer als bei der Königin. Sehr schwach ist sie z. B. bei *Tapinoma* (Fig. 44), wo sie nur aus wenigen Längsfasern besteht. Die übrigen Arten zeigen stets Ring- und Längsmuskeln (z. B. Fig. 46 u. 48). In manchen Fällen steht diese Muskulatur sogar der der Königin an Stärke nicht viel nach (z. B. bei *Myrmica*, Fig. 40 u. 42). Im Querschnitt (Fig. 53) erscheint der Oviduct von dorsal nach ventral plattgedrückt. Besonders eigenartig ist bei *Formica* eine konstant auftretende Erweiterung des Lumens vor dem Übergang in die Vagina (*y*, Fig. 50). Die ventrale Wand springt in dieser Region (bei *x*) nach außen in eine hornartige Vorwölbung vor, welche von einem Muskel des Stachelapparats als Ansatzstelle benutzt wird (Fig. 54 im Querschnitt). Eine Ausnahmestellung nimmt in der Ausbildung des Eileiters unter den von mir untersuchten Arten nur *Tetramorium* ein. Bei dieser Ameisenart wurde schon von BICKFORD (1897) das völlige Fehlen der Geschlechtsorgane bei den Arbeiterinnen nachgewiesen. Ebenso konnte auch ich bei keinem einzigen Exemplare die Reste eines Oviducts feststellen. Dasselbe gilt auch für *Solenopsis*, unsere sogenannte Diebsameise. Der völlige Verlust des Genitalapparats ist jedoch keine Folge der Kleinheit dieser Arbeiterformen. Denn bei den noch bedeutend kleineren *Plagiolepis*-Arbeiterinnen konnte ich Oviduct und Ovarien noch wohl ausgebildet vorfinden.

In der Entwicklung der Samentaschenrudimente, deren Entdeckung ein Zeugnis für LEUCKART's Beobachtungsschärfe ist, zeigen die Ameisenarbeiterinnen ein sehr inkonstantes Verhalten. Unter-

schiede bestehen hier nicht nur zwischen den einzelnen Arten, sondern sogar zwischen den Individuen derselben Kolonie.

Fig. 40 stellt einen Medianschnitt durch den Eileiter mit der rudimentären Samentasche von *Myrmica rubida* dar. Fig. 41 zeigt eine solche in stärkerer Vergrößerung. Die taschenförmige Einfaltung auf der Dorsalseite des Oviducts ist, freilich in etwas kleinerem Maßstabe, in typischer Weise ausgebildet (*tf*). Der Grund dieser Falte stülpt sich zu einem engen zylindrischen Kanale aus, welcher caudalwärts neben dem Oviduct parallel einherläuft und sich an seinem distalen Ende zu einem Bläschen erweitert, dessen Wandungen in unregelmäßige Falten gelegt erscheinen (*sg* und *sk*). Die Wandung des Kanals und des Bläschens besteht wie die des Eileiters aus einem gleichmäßigen niederen Cylinderepithel und einer feinen inneren Chitincuticula. Vor dem Übergang in das Bläschen ist die Cuticula des Stieles etwas verstärkt, sein Lumen wie bei der Königin etwas erweitert. An dieser Stelle münden von beiden Seiten her die Ausführungskanälchen der beiden Anhangsdrüsen ein (*drk*), welche zwei winzige, von einer peripheren Zellenlage und einem mit Sekret gefüllten Kanale gebildete Röhrchen darstellen. Muskulöse Elemente sind an dem ganzen Gebilde nirgends vorhanden.

Unter 12 Arbeiterinnen von *Myrmica rubida* war dieses rudimentäre Organ in 8 Fällen vorhanden. Das Samenbläschen und die Drüsen zeigten sich mitunter etwas schwächer ausgebildet, als auf Fig. 40 u. 41 dargestellt ist. Bei den übrigen 4 Arbeiterinnen fehlten die Anhangsgebilde des Eileiters vollständig.

Bei *Myrmica ruginodis* und *laevinodis*, Rassen der Art *rubra*, bestanden die aufgefundenen Rudimente lediglich aus einem Samengang, der an seinem distalen Ende 1 oder 2 winzige Anhangsdrüsen trug (Fig. 43 *dr*). In einigen Fällen war auch der Samengang verschwindend kurz und kaum nachzuweisen. Die taschenförmige Einfaltung (*tf*) war stets vorhanden, meist die ganze Breite des Oviducts erreichend, bisweilen aber auch nur sehr schwach ausgebildet. Von 19 Individuen ließen 16 diese Bildungen erkennen. Den 3 übrigen schienen dieselben zu fehlen.

Dasselbe Aussehen wie bei *Myrmica rubra* — Eileiterfalte, Samengang mit 2 Anhangsdrüsen — zeigten die Rudimente der *Camponotus*-Arbeiterinnen (Fig. 46 *tf*, 47 *tf*, *sg*, *dr*). Ihr Auftreten war aber unter 26 Individuen auf 4 beschränkt, also bedeutend seltner als bei den *Myrmica*-Arten.

Bei *Formica* fand sich nur in wenigen Fällen noch ein Samen-

bläschen mit Samengang und Anhangsdrüsen wie bei *Myrmica rubida*, meist aber nur Anhangsdrüsen, welche entweder dem distalen Ende eines Samenkanälchens oder dem Oviduct unmittelbar aufsaßen (Fig. 51, 52 *dr*). Eine besondere Einfaltung wies der Eileiter an ihrer Einmündungsstelle nirgends auf. Wohl aber ist vielleicht die oben erwähnte Erweiterung des Oviducts als ein Rest der bei den Königinnen dieser Art besonders mächtig entwickelten Eileitertasche anzusprechen. Diese bei *Formica* besonders schwer aufzufindenden Gebilde, die sich auf Schnittserien nur undeutlich von dem sie dicht umhüllenden Fettgewebe abheben, fanden sich bei *Formica pratensis* unter 32 bei 8 Individuen.

In derselben Gestalt kehrten sie bei *Lasius* und *Polyergus* (Fig. 49) wieder, jeweils nur bei 1 von 10 bzw. 2 Exemplaren.

Bei *Leptothorax*, *Tapinoma*, *Dolichoderus*, *Pheidole*, *Messor*, *Plagiolepis* waren unter durchschnittlich 5 Schnittserien keine Rudimentbildungen festzustellen.

In allen erwähnten Fällen handelt es sich um funktionsunfähige Bildungen, da das vollständige Fehlen der Spermapumpe diese Anhangsorgane des Eileiters, soweit sie überhaupt noch eine Samenkapsel aufweisen, zur Aufnahme von Spermatozoen außerstand setzt. Daß ihnen noch eine Bedeutung für den Organismus zukommen könnte, ist demnach ausgeschlossen. Einem Teile der Individuen fehlen sie vollständig.

Zweifelhaft ist nach meinen Untersuchungen vorläufig noch das Verhalten der Ponerinen. Ich hatte von dieser Abteilung nur die Arbeiterinnen von *Odontomachus haematoda subsp. insularis* zur Verfügung. Es fand sich hier eine Oviducteinfaltung, ein Samenkanal, der sich in seinem distalen Abschnitt erweitert und von einigen Muskelfasern umschlossen ist, und endlich eine aus zwei miteinander verwachsenen kugligen Blasen gebildete Samentasche. Die Anhangsdrüsen konnte ich nicht mit Sicherheit feststellen. Das ganze Gebilde zeigt, vor allem nach der Ausbildung seiner Kapsel, eine höhere Entwicklungsstufe als die Rudimente unserer einheimischen Ameisen. Das phylogenetische Alter der Ponerinen würde es rechtfertigen, wenn wir bei ihnen den Hummeln und Wespen näherkommende Verhältnisse anträfen. Da mir aber keine Königinnen zur Verfügung standen, ist mir die Spermapumpe der Ponerinen nicht bekannt geworden. Ich kann daher nicht entscheiden, ob die etwas schwach ausgebildeten, den Samengang halbringförmig umfassenden Muskelfasern den gesamten Pumpapparat darstellen, wie

bei *Bombus* und den Wespen, oder ob dieselben Rudimente sind, wie bei den Arbeitsbienen. Ob diese Organe bei den Arbeiterinnen der Ponerinen funktionsfähige Samentaschen oder Rudimente darstellen, muß demnach dahingestellt bleiben.

Im Anschluß an meine Befunde möchte ich nun auch Stellung nehmen zu den Beobachtungen von Margaret Holliday (1903), welche eine Anzahl amerikanischer Ameisenarten auf die Ausbildung des Receptaculum seminis an Zwischen- und Arbeiterformen untersuchte.

Nach Holliday fehlt ein Receptaculum bei den großen und kleinen Arbeiterinnen von *Leptothorax longispinosus, curvispinosus, obturator, canadensis*, den Arbeiterinnen und Soldaten von *Camponotus abditus var. etiolata*, den großen und kleinen Arbeiterformen von *Camponotus marginatus*, den Soldaten von *Camponotus fumidus var. festinata* und den ergatoiden Weibchen von *Ponera opaciceps, coarctata var. pennsylvanica* und *Crematogaster minutissima*. Bei *Eciton schmitti* sind überhaupt keine Geschlechtsorgane ausgebildet. Dagegen fand Holliday eine „typische" Samentasche bei den Arbeiterinnen von *Leptogenys elongata* an einem Individuum, *Pachycondyla harpax* an 7 unter 37 Individuen, *Odontomachus clarus* an 10 Individuen, *Camponotus fumidus var. festinata* an 2 von 32, *Pogonomyrmex barbatus var. molifaciens* an 16 von 35 Individuen. Nur bei der parasitischen Form *Leptothorax emersoni*, wo sich 11 verschiedene Typen von weiblichen Individuen vorfanden, die sämtliche Übergangsstufen von Königinnen bis zu Arbeiterinnen repräsentierten, konnte Holliday an sämtlichen Individuen (ausgenommen 2) ein Receptaculum seminis feststellen. Die aufgefundenen Samentaschen der Arbeiterinnen sollen sich nach Holliday in keiner Weise von denen der Königinnen unterscheiden, also völlig funktionsfähig sein.

Dieses Resultat ist von vornherein etwas befremdend. Bei den Hummeln und Wespen fanden wir Samentaschen bei sämtlichen Individuen und in typischer Ausbildung, bei unseren einheimischen Ameisen treten diese Organe nur vereinzelt auf und stets rudimentär. Bei den amerikanischen Ameisen sollten nun die in ähnlich vereinzelten Fällen vorkommenden Bildungen funktionsfähig sein?

Die Frage, ob die bei amerikanischen Ameisenarbeiterinnen aufgefundenen Samentaschen wirklich vollkommen ausgebildet („typical") sind, scheint um so weniger so ohne weiteres bejaht werden zu dürfen, wie Holliday dies getan hat, als wir erst durch meine Untersuchungen Kenntnis vom Vorhandensein einer Muskulatur,

einer Spermapumpe bekommen haben, deren Anwesenheit oder Fehlen die Frage nach der Funktionsfähigkeit des Organs zu entscheiden hat.

Die Zeichnungen, die Miss Holliday vom Receptaculum seminis der Ameisen gegeben hat, zeigen denn auch, daß ihr die anatomische Beschaffenheit desselben vollkommen unklar geblieben ist. In den unförmigen blindsackartigen Gebilden, die mit einer kaum merklichen Verschmälerung unmittelbar auf den Eileiter aufgesetzt sind lassen sich unmöglich die Samentaschen wiedererkennen, die ich in der vorliegenden Arbeit eingehender beschrieben habe. Noch klarer wird Holliday's Irrtum aus der Beschreibung, die sie von dem Organ bei den Königinnen von *Odontomachus clarus* gibt. Hier soll das Receptaculum seminis durch einen engen Kanal mit einem dreilappigen Organ, welches eine Drüse darstelle, verbunden sein. Bei den übrigen Ameisenarten fand sie dieses Gebilde nicht. Diesen Befund kann man nur so deuten, daß sie in dem engen Kanal den Samengang, in der vermeintlichen Drüse die Samenkapsel gesehen, deren beide kugligen Hälften zusammen mit dem erweiterten distalen Abschnitt des Samengangs tatsächlich einen dreilappigen Körper darstellen, dagegen die taschenförmige Einfaltung des Oviducts, in welche der Samengang einmündet, für das Receptaculum seminis gehalten hat. Die von Holliday beigegebene, mit meinen Befunden an *Odontomachus haematoda* sehr gut in Übereinstimmung zu bringende Zeichnung bestätigt diese Vermutung. Ferner schließt sich hieran sehr gut die Beschreibung des Samenbehälters bei *Pogonomyrmex barbatus* an als eines großen zweilappigen Körpers, in dem wir uns eine mit meinen Befunden bei *Formica* übereinstimmende Oviducteinfaltung vorzustellen haben. Ein Blick auf Fig. U zeigt, wie leicht ein solcher Irrtum auf Totalpräparaten möglich ist, zumal, wie auch mir in zahlreichen Fällen passiert ist, der äußerst schwache Samenkanal beim Präparieren leicht abreißt und dadurch die Samentasche verloren geht. Da Miss Holliday demnach das Receptaculum seminis bei den Ameisen überhaupt nicht aufgefunden und in dem einen Fall, wo sie es wirklich wahrnahm, nicht als solches erkannt hat, so sind auch ihre Ergebnisse und Folgerungen vorerst als hinfällig zu betrachten. Hätte sie Schnitte gemacht, so würde sie diesen Irrtum leicht vermieden haben.

Was uns Holliday's nach unserer Überlegung für die Eileitereinfaltungen geltenden Resultate an Ameisenarbeiterinnen erkennen und schließen lassen, ist recht wenig. Ich habe mich auch an *Odontomachus* überzeugt, daß wir in einzelnen Fällen wohl auch stärker aus-

gebildete Rudimente, vielleicht sogar typische Samentaschen bei den Arbeiterinnen der phylogenetisch älteren Ameisenformen erwarten dürfen. Bei *Odontomachus* hat auch Holliday die Übereinstimmung in der äußeren Form des Receptaculum seminis, ihrer vermeintlichen Drüse, zwischen Arbeiterinnen und Königinnen festgestellt. Andrerseits beweist das Fehlen der Geschlechtsorgane bei *Eciton*, das vereinzelte Auftreten der Faltenbildungen und deren Fehlen bei zahlreichen Individuen, das Auftreten eines einfachen kugligen Sackes bei den Arbeiterinnen von *Pogonomyrmex* an Stelle des großen zweilappigen Organs der Königinnen, daß auch Rückbildungsverhältnisse vorkommen, wie wir sie bei unseren einheimischen Ameisenarten auffanden. In welcher Weise jedoch die verschiedenen Rudimentationsstufen bei den amerikanischen Ameisen in Erscheinung treten, hat eine sorgfältige Nachuntersuchung noch zu zeigen.

Das einzigartig dastehende Auftreten von einer so großen Anzahl von verschiedenen Zwischenstufen zwischen Königinnen und Arbeiterinnen bei *Leptothorax emersoni*, wo nahezu alle Individuen mit ausgebildeten, teilweise wohl auch mit rudimentären Samentaschen versehen sind, steht zweifellos im Zusammenhang mit dem bei dieser Form nachgewiesenen Übergang zum Parasitismus und ist als atavistische Erscheinung aufzufassen. Diese Erklärung der Zwischenformen durch einen Wechsel in den sozialen Bedingungen wurde von Holliday bestritten, weil sie ein Receptaculum seminis auch bei nicht parasitischen Formen, wie beispielsweise *Pogonomyrmex*, in der Hälfte der Arbeiterinnen gefunden zu haben glaubte. Nachdem wir aber die von Holliday dem Receptaculum der Arbeiterinnen zugesprochene Funktionsfähigkeit als zum mindesten zweifelhaft, eher aber als unwahrscheinlich erkannt haben, verliert auch diese Folgerungsweise ihre Gültigkeit.

Die von Holliday gleichfalls bestrittene Behauptung von Adlerz (1887), daß der Besitz eines Receptaculum seminis, welches die Fähigkeit anzeige, die Funktion einer Königin auszuüben, der einzige durchgreifende Unterschied der Königinnen gegenüber den Arbeiterinnen sei, dürfte nach unseren Resultaten für unsere einheimischen Ameisen sowie auch für einen großen Teil der amerikanischen Ameisen mit einer kleinen Modifikation ihre Gültigkeit behalten: die Königinnen sind stets durch den Besitz eines funktionsfähigen Receptaculum seminis, die Arbeiterinnen durch das Fehlen oder höchstens die Anwesenheit eines Rudiments der Samentasche von

inkonstantem Entwicklungsgrade charakterisiert. Das Verhalten der Samentaschen bei den Ponerinen, die vermutlich auf einer ursprünglicheren Stufe stehen geblieben sind, sowie bei *Leptothorax emersoni*, wo vielleicht Atavismus vorliegt, muß vorerst zweifelhaft bleiben.

D. Allgemeiner Teil.

I. Zusammenfassung.

Bei den Weibchen der Apiden, Vespiden und Formiciden wird der Transport der Spermatozoen in die Samentasche nach der Begattung sowie die Abgabe sorgfältig abgemessener Spermienpakete aus derselben zur Befruchtung der Eier durch eine mehr oder weniger kompliziert gebaute Spermapumpe ausgeführt.

Den einfachsten Typus dieser Pumpapparate sowie seine Übergänge zu den kompliziertesten Stufen treffen wir bei den Wespen. Bei *Vespa norwegica* besteht derselbe lediglich aus einem Ringmuskel (Ringcompressor), der eine als Stempel der Saugpumpe dienende Einfalzung der dorsalen Wand des den Samenkanal auskleidenden Chitinrohres in der Ruhelage durch seine tonusartige Kontraktion gegen die ventrale Wand angedrückt hält, im Moment der Funktion in die Höhe schnellen läßt.

Bei den höheren Stufen der Spermapumpe entwickelt sich mit Herausbildung einer halbkreisförmigen Krümmung des Chitinrohres der Ringmuskel zu einer Muskelkappe, deren Fasern von gemeinsamen lateralen Ansatzpunkten (*V. silvestris*: Epithelvorwölbung der Samenkapsel, *Polistes* und höhere Wespen: laterale Chitinleisten des Samenganges) divergierend nur noch die dorsale konvexe Seite des Samenganges umschließen. Die Einfalzung des Samenganges geht bei einigen Formen zurück, wodurch die Wirkung des durch die dorsale Wand des Chitinrohres dargestellten Stempels etwas eingeschränkt wird. Der hieraus resultierenden schwächeren Pumpwirkung wird, zumal in einigen Fällen, durch den blinden Fortsatz am Samengang, der die Chitinleisten enthält, der Spermientransport noch erschwert wird, bei verschiedenen Wespenarten nachgeholfen durch die Kontraktion eines Ringmuskels an der Samenkapsel (Kapselcompressor). Zur Aufrechterhaltung der für die Wirkung des Compressors nötigen Krümmung des Samenganges, die den Muskelfasern eine zur Druckrichtung senkrechte Fläche darbietet,

differenziert sich bei zunehmender Größe und Stärke des Chitinrohres ein Teil des Compressors unter gleichzeitiger Vermehrung der gesamten Faserzahl zu einer lateralen Längsmuskulatur (paarige Flexoren, unpaarer Flexor). Bei *V. vulgaris* und *V. germanica* bedarf außerdem noch der proximale Teil des Samenganges eines Muskels zur Weiterbeförderung der Spermatozoen (akzessorischer Compressor).

Ganz entsprechend ist die Spermapumpe der Apiden gebaut. Bei *Andrena*, *Osmia* und *Bombus* besitzt dieselbe einen Compressor von gleicher Beschaffenheit wie die höheren Wespen und ein nicht eingefalztes Chitinrohr. Nur bei *Apis mellifica* ist infolge der Größe des Organs eine Einfalzung ausgebildet, außerdem eine laterale Längsmuskulatur, bestehend aus paarigen Flexoren und einem unpaaren Flexor. Das Prinzip der Wirkung ist das gleiche wie bei den Vespiden.

In allen Fällen darf man annehmen, daß bei den Apiden und Vespiden die Größe des in den Eileiter gelangenden Spermienpakets durch ein Zusammenpressen des engen Chitinrohres durch den Compressor in äußerst sparsamer Weise bestimmt wird.

Bei den Ameisen wird durch Erweiterung des Samengang-Lumens und Abnahme der Muskelfasern in von den Myrmicinen zu den Formicinen fortschreitender Weise die Saugwirkung vermindert, so daß ein nochmaliges Abmessen des angesogenen Spermienpakets nicht mehr erforderlich erscheint. Den Transport der Samenmasse in das Receptaculum unterstützt hier wahrscheinlich eine muskulöse taschenförmige Einfaltung des Oviducts, die gleichzeitig auch als Befruchtungstasche dient.

Das Fassungsvermögen der Samenkapsel richtet sich stets genau nach dem Bedarf an Spermien, also nach der Größe der anzulegenden Kolonie.

Die ursprünglichere Stufe der Staatenbildung bei den Wespen und Hummeln prägt sich auch darin aus, daß überall bei den Arbeiterformen das Receptaculum seminis zwar in kleinerem Maßstabe, aber vollkommen funktionsfähig erhalten bleibt. Mit der höheren Entwicklung des sozialen Lebens ist bei den Bienen und Ameisen eine Reduktion des Receptaculum seminis eingetreten. Während den Bienenarbeiterinnen stets noch ein Rudiment des Samenganges, seiner Muskulatur und der beiden Anhangsdrüsen zukommt, treten die Reste der Samentaschen bei den Ameisen nur noch vereinzelt auf, am besten ausgebildet bei den Ponerinen, in

verschiedenartigen Rückbildungsstufen, stets ohne Muskulatur, teils noch aus Kapsel, Gang und Drüsen, teils nur aus Drüsen bestehend, also in funktionsunfähigem Zustande, bei den Myrmicinen und Camponotinen. Die Arbeiterinnen von *Solenopsis* und *Tetramorium* zeichnen sich durch gänzlichen Verlust der Geschlechtsorgane aus. Bei diesen sind auch die letzten Reste, Oviduct und Vagina, verschwunden.

II. Besprechung der Resultate.

Die Bedeutung der komplizierten Samentaschenapparate bei den behandelten Hymenopterenklassen besteht nicht allein darin, den aufgenommenen Spermienvorrat möglichst sparsam über die abzulegenden Eier zu verteilen. Diesem Zwecke würde schon eine einfachere Einrichtung genügen. Der Pumpapparat, der jeweils auf einen bestimmten Reflex eine gewisse Anzahl Spermatozoen herausholt, dürfte vielmehr seine Hauptaufgabe in der Regelung der Geschlechtsbestimmung dieser Insectengruppe finden. Durch die neueren cytologischen Untersuchungen von Paulcke (1899), Petrunkewitsch (1901), Meves (1907, 1908) u. A. ist bekanntlich die Richtigkeit der von Dzierzon aufgestellten Theorie nachgewiesen worden, wonach bei den Bienen, Wespen und Ameisen Befruchtung oder Nichtbefruchtung des Eies über das Geschlecht des aus demselben hervorgehenden Tieres entscheidet. Die unbefruchteten Eier entwickeln sich stets zu Männchen, die befruchteten zu Weibchen. Dieses willkürliche Abwechseln befruchteter und unbefruchteter Eier bei der Eiablage setzt eine Vorrichtung am Samenbehälter voraus, welche die Spermatozoen beim Durchtritt eines Eies durch den Oviduct bald heraustreten läßt, bald aufhält, je nachdem ein weibliches oder männliches Ei abgelegt werden soll. Schon Leuckart und Siebold, ferner auch Cheshire und Marchal wiesen diese Aufgabe der Muskulatur des Receptaculum seminis zu. Wir haben demnach jetzt zu untersuchen, ob und inwiefern die von mir im genaueren beschriebene Spermapumpe bei den Bienen, Wespen und Ameisen den von der Dzierzon's-Theorie an sie gestellten Anforderungen entspricht.

Ich erinnere an Bresslau's Abbildung vom Samengang der Bienenkönigin im Moment der Eiablage (Fig. C). Das angesogene Spermienbündel (*sp*), nach Bresslau etwa aus 75—100 Samenfäden gebildet, erfüllt das Lumen des breiten Kapselstieles bis zur Gabelungsstelle des Samenganges. Damit überhaupt Spermatozoen in

den Eileiter geschafft werden können, müssen sie noch etwas weiter proximal in den Samengang hineingesogen werden. Auf dem Schnitte, welchen Fig. C wiedergibt, sind sie vermutlich infolge der Fixierung etwas zurückgerutscht. Denken wir uns die Spermien bis in den Bereich der Einfalzung (β) angesogen, so kann die Zahl der Spermatozoen, die proximal von den ersten Compressorfasern zu liegen kommen, nur ein sehr geringer Teil, etwa $^1/_8$, des angesogenen Bündels sein; ich schätze sie daher höchstens auf 10—12. Nur diese werden im Samengang weiter transportiert, die übrigen werden in die Kapsel zurückgeschoben. Dieselbe Feinheit läßt sich auch für die Regulierung bei den übrigen Typen der Spermapumpe annehmen, bei denen die Saugwirkung teilweise sogar noch schwächer erscheint als bei *Apis mellifica*. Denselben Effekt dürfen wir auch bei den Ameisen erwarten, wo wir als wahrscheinlich erkannten, daß nur ein sehr geringes Päckchen aus der Samenblase herausgeholt werden kann, welches einer Regulation nach dem Modus der Apiden und Vespiden, die wegen der Weite des Lumens hier nicht vollzogen werden kann, gar nicht mehr bedarf. In allen Fällen kann das zur Befruchtung der Eier abgemessene Spermienpaket schwerlich mehr als ein etwa Dutzend Samenfäden enthalten.

Verfolgen wir nun das weitere Schicksal dieses Spermienpakets. In dem von den Anhangsdrüsen abgesonderten Secret gleitet es durch das enge Lumen des Samenkanals zu dessen proximalem Ende. In welcher Weise und wo nun die Befruchtung ausgeführt wird, ist bis jetzt noch von niemandem beobachtet worden. Da auch die nähere Verfolgung dieser Vorgänge auf Schnittserien nahezu als unmöglich bezeichnet werden muß, wenn nicht außergewöhnliche Zufälle zu Hilfe kommen, so sehen wir uns hier lediglich auf Vermutungen angewiesen. Da durch das Receptaculum ein ganzes Päckchen von etwa 10—12 Samenfäden geliefert wird, so drängt sich vor allem die Frage auf, was aus den nicht zur Befruchtung gelangenden Spermatozoen wird, wenn die Eiablage beendet ist. Es wäre denkbar, daß dieselben an der Wandung des Eileiters oder im Samengange zurückbleiben könnten und auf diese Weise selbst beim Unterbleiben des Reflexes, der den Spermienaustritt aus der Samenblase veranlassen würde, ein nachfolgendes Drohnenei befruchten müßten. Die Seltenheit der Fälle, in denen wir im Bienenstande Arbeiterinnen aus Drohnenzellen hervorgehen sehen, erscheint als eine damit unvereinbare Tatsache. Daraus ergibt sich, daß die Einrichtung der Spermapumpe nicht allein genügt, um die Fähig-

keit, befruchtete Eier für Weibchen und unbefruchtete für Männchen in bisweilen ungemein raschem Wechsel (Bienenkönigin!) austreten zu lassen, mit Sicherheit zu begründen.

Zur Lösung dieses Problems dürfte, glaube ich, noch das Verhalten des Eies und des Oviducts bei der Eiablage in Betracht zu ziehen sein.

Die Micropyle befindet sich bei den Insecteneiern nach Meissner (1855) und Weismann (1863) am oberen, dem Kopfende des Tieres zugekehrten Pole, welcher auch bei der Ablage zuletzt die Scheide verläßt. Die Spermatozoen werden, wie wir durch neuere Untersuchungen wissen, durch die chemotactische Wirkung irgendeiner bestimmten im Ei vorhandenen Substanz zum Eindringen in die Micropyle veranlaßt. Daß hierdurch stets ein ganzes Spermienbündel an der Micropyle festgehalten wird, wenn sich diese auch, nachdem ein Spermatozoon ins Innere gelangt ist, für die übrigen verschließt, zeigt eine sehr günstige Beobachtung des Befruchtungsaktes bei *Musca vomitoria* von Meissner (1855). Dieser fand ein Ei im oberen Teil der Vagina stecken, gerade unterhalb der Einmündungsstelle der mit Spermatozoen dicht gefüllten Samenkapseln. Durch sanften Druck ließ er dasselbe aus der Scheide unverletzt hervortreten. „Das Ei, welches wiederum so in der Vagina gelegen war, dass der mit der Oeffnung versehene Pol der obere, der der Mündung des Receptaculum seminis zunächst gelegene war, war ausserhalb des Chorions von einer ganz hellen, durchsichtigen Substanz umgeben. Diese bildete über dem abgeflachten Pole und über der Warze daselbst einen rundlichen Hügel von grösserer Dicke als an dem übrigen Ei. Aus der Oeffnung nun in der Mitte der Warze ragten 10 oder 11 Spermatozoiden teils kürzer, teils länger nach allen Seiten hervor. Jedes derselben hatte die eben erwähnte helle Schicht für sich auf geradem Wege durchbohrt, so dass die Fäden nach allen Seiten wie Radien auf das kleine Centrum, die Oeffnung, zuliefen. Der übrige Theil derselben ragte ganz frei hervor und zeigte in den ersten Augenblicken der Beobachtung, da die Spermatozoen erst soeben mit dem Wasser in Berührung gekommen waren, lebhaft schlängelnde und peitschende Bewegungen. Diese hörten aber nach kurzer Zeit auf, und nun drillten sich die langen freien Enden wie gewöhnlich stark zusammen, so dass sie wie kleine Knäuel auf dem Hügel der hellen Schicht über die Mikropyle lagen.“ In dem Teile der Vagina, der oberhalb das Ei von der Einmündung der Samenkapseln getrennt hatte, fand Meissner noch zahlreiche Spermatozoen vor.

Bei den uns interessierenden Hymenopteren wird aus der Samenblase kein so reichlicher Vorrat in den Eileiter geschafft, sondern nur ein kleines Bündel, dessen oben abgeleitete Größe sich merkwürdigerweise mit der von Meissner beobachteten Anzahl Samenfäden, die in die Micropyle einzudringen versuchten, ungefähr deckt. Da diese wenigen von der Spermapumpe abgegebenen Samenfäden in dem geräumigen Lumen des Eileiters sich leicht verlieren würden, ohne jemals an die Micropyle heranzukommen, die Befruchtung also eine sehr unsichere, nur zufällige wäre, werden wir auf die notwendige Annahme hingewiesen, daß sich die Befruchtung nicht im Eileiter, sondern unmittelbar an der Mündung des Samenkanals vollzieht. Da nun einerseits die Micropyle in der Mitte des oberen Eipols gelegen ist, andererseits die Mündung des Samenganges sich meist im Grunde einer Eileiterausbuchtung oder gar, wie bei den Formiciden, einer besonderen „Befruchtungstasche" befindet, kann das Ei nicht einfach beim Vorbeigleiten die Spermatozoen aufnehmen, sondern muß, damit die letzteren in den Wirkungsbereich der Substanz, die die Anziehung bewirkt, gelangen können, der Mündung des Samenganges auf besondere Weise genähert werden, so daß die Micropyle an das untere Ende des Samenkanals anstößt.

Diese Annahme findet sich durch die anatomische Gestaltung des Eileiters vollkommen bestätigt:

Wir haben bei den Apiden im Eileiter eine besondere Klappe kennen gelernt (Fig. D und E), welcher nach ihrer Lage zweifellos die Aufgabe zukommt, das Micropylende des Eies in die gegenüberliegende, muldenförmig eingebuchtete Mündungsregion des Samenganges hineinzudrücken. Bleibt dieses Anpressen des Eies aus, so ist es klar, daß das Ei unbefruchtet abgehen muß. Dieser letztere Fall würde bei der Ablage eines Drohneneies anzunehmen sein. Die Regulation der Befruchtung durch diese Klappe würde also das Ausbleiben der Befruchtung und die Sicherheit in der raschen Aufeinanderfolge befruchteter und unbefruchteter Eier bei der Bienenkönigin einwandfrei erklären.

Ebenso einfach wie bei den Apiden läßt sich auch bei den Ameisenköniginnen eine Verschiedenheit im Verhalten des Oviducts annehmen, je nachdem ein Männchen- oder Weibchenei gelegt werden soll. Ich habe die Eileitertasche, deren distales Ende den Samenkanal aufnimmt, als Befruchtungstasche bezeichnet. Eine gesicherte Befruchtung durch die geringe Anzahl der von der Spermapumpe gelieferten Samenfäden ist hier nur dann möglich, wenn das Ei durch

die Tätigkeit der starken Eileitermuskulatur in diese Tasche hineingeschafft und sein Micropylende an die Mündung des Samenleiters herangebracht wird. Soll nun ein Männchenei abgelegt werden, so können wir uns mit Leichtigkeit vorstellen, daß die dorsoventral abgeplattete Eileitertasche sich durch die Kontraktion ihres Ringmuskels schließt, das Ei durch die Eileitermuskulatur an ihr vorbeigeschoben wird, die Befruchtung desselben somit ausbleiben muß.

Bei den Wespen ist zwar eine Klappenbildung oder eine Befruchtungstasche nicht entwickelt. Aber auch hier fanden wir in der Mündungsregion des Samenkanals eine trichtertörmige Erweiterung desselben, welche man vielleicht als eine primitive Anfangsstufe der Einfaltung bei den Apiden ansehen könnte. Dieser Mulde wäre demnach die Bestimmung zuzuschreiben, das Micropylende des zu befruchtenden Eies aufzunehmen, damit die Spermatozoen in dasselbe eindringen können. Das Andrücken wäre hier anstatt durch einen besonderen Zapfen durch die außerordentlich stark entwickelte Eileitermuskulatur selbst zu erklären. Das Drohnenei, das unbefruchtet bleiben soll, wird an dieser Region vorbeigeschoben, ohne daß seine Micropyle in die Mulde hineingedrückt wird.

Demnach läßt sich in allen Fällen die Möglichkeit feststellen, daß ein Ei mit seinem Micropylende durch willkürliche Muskeltätigkeit in eine trichterförmige Erweiterung (Vespiden), Ausbuchtung (Apiden) oder eine Befruchtungstasche (Formiciden) an der Mündung des Samenganges hineingepreßt werden kann, um hier die befruchtenden Spermatozoen zu empfangen. Das Ausbleiben der Befruchtung bei Drohneneiern, selbst wenn diese in raschem Wechsel mit befruchteten Eiern gelegt werden, wird vermutlich dadurch ermöglicht, daß 1. die Tätigkeit der Spermapumpe aussetzt, und 2. gleichzeitig auch das Ei nicht an die Mündungsregion des Samenganges herangebracht, sondern außerhalb derselben vorbeigeschoben wird. Dieses Verhalten des Eileiters ist für die Regelung der Geschlechtsbestimmung sogar geradezu als die wichtigste Einrichtung aufzufassen, während der Spermapumpe vielleicht mehr die Sorge für die sparsame Verteilung der Spermamasse zukommt, indem sie nur im Bedarfsfalle kleine Pakete abmißt und so einer Spermienanhäufung im Oviduct vorbeugt. Daß einmal zufällig einige Spermatozoen die Mündungsregion des Samenganges verlassen, in den Eileiter geraten und ein Drohnenei befruchten könnten, erscheint nach MEISSNER's Beobachtungen, wonach stets eine ebenso große Menge in der Micropyle festgehalten würde, wie von unserer Spermapumpe geliefert wird, als ein äußerst

seltener Zufall und mag vielleicht als Grund anzusprechen sein für gelegentliche „Irrtümer“ der Königin, wie sie z. B. in Bienenständen zuweilen zu beobachten sind.

Die Übereinstimmung der einzellebenden Bienen im Bau ihrer Samentaschenapparate mit *Bombus* und *Apis* ist durchaus nicht befremdend; denn auch für diese Insectengruppe ist das Dzierzon'sche Gesetz so gut wie erwiesen. Fabre (1890) zeigte durch sorgfältige Experimente, hauptsächlich an *Osmia* und *Chalicodoma*, daß auch die solitären Apiden imstande sind, über das Geschlecht ihrer Eier in derselben Weise wie die Honigbiene zu verfügen, da sie stets in große, mit reichlichem Nährmaterial ausgestattete Kammern Weibcheneier, in kleine, sparsamer mit Vorräten versehene Zellen Männcheneier ablegen. Seine Beobachtungen führten ihn zu dem Schluß, daß bei den Apiden im Moment der Eiablage oder ein wenig vorher das Ei von der Mutter den geschlechtsbestimmenden Eindruck (l'empreinte finale d'où proviendra le sexe) empfange. Zur Annahme der Dzierzon-Theorie konnte sich Fabre jedoch noch nicht entschließen. Eine Widerlegung haben die in der Literatur merkwürdigerweise nur selten berücksichtigten Fabre'schen Resultate bis heute noch nirgends gefunden.

Literaturverzeichnis.

ADLERZ, G., 1887, Myrmecologiska Studier II., in: Bihang Svensk. Akad. Handl., Vol. 11, No. 18.

BICKFORD, ELISABETH, 1897, Über die Morphologie und Physiologie der Ovarien der Ameisen-☿☿, in: Zool. Jahrb., Vol. 9, Syst.

BRESSLAU, E., 1906, Der Samenblasengang der Bienenkönigin, in: Zool. Anz., Vol. 29.

CHESHIRE, F. R., 1885, The apparatus for differentiating the sexes in bees and wasps. An anatomical investigation into the structure of the receptaculum seminis and adjacent parts, in: Journ. microsc. Soc. London (2), Vol. 5.

ESCHERICH, K., 1906, Die Ameise, Braunschweig.

FABRE, J. H., 1890, Souvenirs Entomologiques. Etudes sur l'instinct et les mœurs des insectes, Paris.

FOREL, A., 1874, Les Fourmis de la Suisse.

HOLLIDAY, MARGARET, 1903, A study of some ergatogynic ants, in: Zool. Jahrb., Vol. 19, Syst.

JANET, CH., 1902, Anatomie du gaster de la Myrmica rubra, Paris.

KÜCHENMEISTER, F., 1857, Warum legt eine Bienenkönigin ein unbefruchtetes Ei in eine Drohnenzelle? Warum ein befruchtetes in die Arbeiterzelle und primäre Weiselwiege (Schwarmweiselwiege)? Bedarf es hierzu seitens der Königin einer besonderen Intelligenz, eines besonderen Wissens oder Instinktes? in: J. MOLESCHOTT, Untersuchungen zur Naturlehre des Menschen und der Tiere, Vol. 3.

LEUCKART, R., 1858, Zur Kenntnis des Generationswechsels und der Parthenogenesis der Insekten, ibid., Vol. 4.

—, 1873, Kapitel II und IV, in: v. BERLEPSCH, Die Biene und ihre Zucht mit beweglichen Waben, Mannheim.

Leydig, F., 1859, Zur Anatomie der Insekten, in: Arch. Anat. Physiol., Jg. 1859.

—, 1867, Der Eierstock und die Samentasche der Insekten, in: Nova Acta Acad. Leop.-Carol., Vol. 33.

Marchal P., 1894, Sur le réceptacle séminal de la Guêpe (Vespa germanica): Ann. Soc. entomol. France, Vol. 63.

—, 1895, Etudes sur la réproduction des Guêpes, in: CR. Acad. Sc. Paris, Vol. 121, p, 731—734.

—, 1896, Réproduction et évolution des Guêpes sociales, in: Arch. Zool. expér. (3), Vol. 4.

Meissner, G., 1855, Beobachtungen über das Eindringen der Samenelemente in den Dotter, No. II, in: Z. wiss. Zool., Vol. 6.

Meves, Fr., 1907, Die Spermatocytenteilungen bei der Honigbiene (Apis mellifica) nebst Bemerkungen über Chromatinreduktion, in: Arch. mikrosk. Anat., Vol. 70.

— u. Duesberg, J., 1908, Die Spermatocytenteilungen bei der Hornisse (Vespa crabro), ibid., Vol. 71.

Paulcke, W., 1899, Zur Frage der parthenogenetischen Entstehung der Drohnen (Apis mellifica ♂), in: Anat. Anz., Vol. 16.

Petrunkewitsch, A., 1901, Die Richtungskörper und ihr Schicksal im befruchteten und unbefruchteten Bienenei, in: Zool. Jahrb., Vol. 14, Anat.

Schleip, W., 1908, Die Richtungskörperbildung im Ei von Formica sanguinea, ibid., Vol. 26, Anat.

Schmiedeknecht, O., 1907, Die Hymenopteren Mitteleuropas, Jena.

v. Siebold, C. Th., 1843, Über das Receptaculum seminis der Hymenopterenweibchen, in: Germar's Ztschr. Entomol., Vol. 4.

—, 1856, Wahre Parthenogenesis bei Schmetterlingen und Bienen, Leipzig.

—, 1871, Beiträge zur Parthenogenesis der Arthropoden, Leipzig.

Swammerdam, J., 1738, Biblia naturae, Leyden.

Weismann, A., 1863, Die Entwicklung der Dipteren im Ei, in: Z. wiss. Zool., Vol. 13.

—, 1900, Über die Parthenogenese der Bienen, in: Anat. Anz., Vol. 18.

Erklärung der Abbildungen.

Sämtliche Figuren wurden mit Hilfe eines ABBÉ'schen Zeichenapparates auf Objekttischhöhe entworfen.

accp akzessorischer Compressor
bg Bindegewebe
bcop Bursa copulatrix
bl. f blinder Fortsatz
ch Chitin
chl Chitinleiste
cp Compressor
cpsk Kapselcompressor
d distal
dsg distaler Samengangabschnitt
dr Drüse
drk Drüsenkanal
drs dorsal
ef Einfalzung
eik Eikelch
ep Epithel
epp Epithelpolster
fl Flexor
gk Giftkanal
kl Eileiterklappe
m Muskulatur
n Nerv
ov Ovar
ovd Oviduct
pr proximal
pr. sg proximaler Samengangabschnitt
rcp Ringcompressor
rec Receptaculum
rct Rectum
sg Samengang
sk Samenkapsel
sp Spermatozoen
st Stiel der Samenkapsel
stdr Stacheldrüse
tf Eileitertasche
ufl unpaarer Flexor
vag Vagina
vtr ventral

Tafel 1.

Fig. 1. Längsschnitt durch den rudimentären Samengang von *Apis mellifica* ♀. 200 : 1. 5 μ. *dr* Drüsen. *st* Kapselstiel. *cp* Compressorfasern quer, auf beiden Seiten des Samenganges (*sg*) getroffen, auf der einen jedoch unmittelbar an ihrer Insertionsstelle.

Fig. 2. Medianer Längsschnitt durch den Oviduct von *Bombus hortorum* ♀ (kombiniert aus 2 aufeinanderfolgenden Schnitten einer Serie). Gegenüber der Eileiterklappe (*kl*) führt der Samengang (*sg*) von der Dorsalseite des Oviducts (*ovd*) zu der mit Spermatozoen (*sp*) gefüllten Samenkapsel (*sk*). *ch* schräg getroffener Chitinbelag der Vagina (*vag*). 40 : 1. 10 μ.

Fig. 3. Receptaculum von *Bombus terrestris* ♀. Medianer Längsschnitt. Der Compressor (*cp*) am Samengang (*sg*) ist quer getroffen. Gegenüber der Einmündung des Drüsenkanals (*drk*) die im Text besprochene Chitinvorwölbung (*chl*). *sk* Samenkapsel mit Spermamasse (*sp*). 100 : 1. 10 *μ*.

Fig. 4—8. Querschnitte durch das Receptaculum von *Bombus terrestris* ♀ in der Richtung der Pfeile auf Fig. G. Fig. 4 zeigt die der Kapsel (*sk*) anliegenden Drüsen (*dr*), deren Ausführungsgänge in der Gegend des Kapselstiels (*st*) zusammenführen, Fig. 5 die Insertion der Compressorfasern (*cp*) an den lateralen Chitinleisten (*chl*) des Samenganges (*sg*). Die Kapsel (*sk*) ist hier noch schräg angeschnitten. Das Auftreten mehrerer Muskelfasern übereinander, während der Compressor den Samengang doch stets nur in einfacher Schicht bedeckt, ist auf den Schnittbildern auf die Dicke der Schnitte und die Krümmung des Samenganges zurückzuführen. Fig. 5 entspricht Textfig. B2, Fig. 6 Textfig. B1 von *Apis*. Vom Compressor (*cp*) sind auf Fig. 6 die distalen Fasern längs, die mittleren schräg, die proximalen quer getroffen. Das Epithel (*ep*) des Samenganges ist mit seiner Chitinauskleidung infolge der SKrümmung etwas schräg angeschnitten. Fig. 7 und 8 zeigt die äußersten proximalen Compressorfasern schräg und längs, das Epithel wieder quer getroffen. 200 : 1. 5 *μ*.

Fig. 9. Receptaculum von *Bombus hortorum* ♀. Medianer Längsschnitt in vollkommener Übereinstimmung mit Fig. 3, nur kleiner und ohne Spermienfüllung. 100 : 1. 10 *μ*.

Fig. 10. Receptaculum von *Andrena ovina* ♀. Medianer Längsschnitt. *st* Stiel der Samenkapsel *sk*. *dr* Anhangsdrüse mit Drüsenkanal (*drk*). *chl* Chitinvorwölbung des Samenganges, *cp* die quer getroffenen Compressorfasern. *pr. sg* Teil des spiralgewundenen Samengangabschnitts. 200 : 1. 5 *μ*.

Fig. 11. Querschnitt durch das Receptaculum von *Andrena ovina* ♀. *chl* Chitinleisten des Samenganges (*sg*), an welchen sich die Compressorfasern (*cp*) inserieren. *sk* Kapsel (schräg angeschnitten), *dr* Drüsen. 200 : 1. 5 *μ*.

Fig. 12. Receptaculum von *Vespa norwegica* ♀. Medianer Längsschnitt, kombiniert aus mehreren aufeinanderfolgenden Schnitten einer Serie. Die dorsale Einfalzung (*ef*) des Samenganges (*sg*) ist schräg angeschnitten. Der Drüsenkanal (*drk*) mündet in die Kapsel (*sk*) ein. Auf beiden Seiten des Samenganges die quer getroffenen Fasern des Ringcompressors (*rcp*). *bg* Bindegewebsschicht. *m* Ringmuskeln des Oviducts. 200 : 1. 5 *μ*.

Fig. 13—16. Querschnitte durch das Receptaculum von *Vespa crabro* ♀. Auf Fig. 13 ist der Samengang einmal, an der Umbiegungsstelle, auf Fig. 14 und 15 zweimal, vor (*pr. sg*) und nach (*dsg*) der Umbiegung getroffen, Fig. 16 zeigt die Kapsel (*sk*) mit der Einmündung des Drüsenkanals (*drk*) und Spermien (*sp*). Vom Ringcompressor (*rcp*) sind die distalen Fasern auf Fig. 15 in ihrem ganzen Verlaufe längsgeschnitten

die proximalen sind auf 15 längs, auf 14 schräg, auf 13 quer getroffen. Den Verlauf des unpaaren Flexors zeigt Fig. 14 ganz, Fig. 15 teilweise. Kapselcompressor (*cpsk*) auf Fig. 16. 100 : 1. 5 μ.

Fig. 17. Receptaculum von *Vespa silvestris* ♀. Medianer Längsschnitt, kombiniert. *sg* Samengang mit schräg angeschnittener Einfalzung (*ef*), auf der Dorsalseite die quer getroffenen Compressorfasern (*cp*). Von den Flexoren sind einige Fasern schräg angeschnitten (*fl*). Drüsenkanal (*drk*) mündet in die Kapsel (*sk*). 200 : 1. 5 μ.

Tafel 2.

Fig. 18. Längsschnitt durch das Receptaculum von *Polistes gallicus* ♀ in der Richtung des Pfeiles auf Fig. Y. *sk* Kapsel mit Spermatozoen und Compressor (*cpsk*). *chl* Chitinleisten des blinden Fortsatzes mit inserierenden Compressorfasern (*cp*). *st* Kapselstiel. 200 : 1. 5 μ.

Fig. 19. Receptaculum von *Vespa germanica* ♀. Medianer Längsschnitt, kombiniert. Der Chitinbelag der Samenkapsel (*sk*) ist schräg getroffen, daher nur scheinbar etwas dicker. *cpsk* Kapselcompressor (quer). *cp* Compressor des Samenganges (*sg*), zusammen mit den Fasern des unpaaren Flexors (*ufl*) quer getroffen. *fl* paariger Flexor schräg angeschnitten. Der Drüsenkanal (*drk*) mündet in den Kapselstiel (*st*). *bl. f* blinder Fortsatz des Samenganges. 100 : 1. 5 μ.

Fig. 20. Querschnitt durch das Receptaculum von *Vespa vulgaris* ♀ in der Richtung des Pfeiles 20 auf Fig. 19, zeigt den Ansatz der paarigen Flexoren (*fl*) und des Compressors (*cp*) an der Chitinleiste (*chl*) des Samengangfortsatzes (*blf*). Daneben ist schon das proximale Ende der Kapsel (*sk*) mit ihrem Compressor (*cpsk*) angeschnitten. 100 : 1. 5 μ.

Fig. 21. Querschnitt durch den Samengang von *Vespa germanica* ♀ in der Richtung des Pfeiles 21 auf Fig. 19. *cp* + *ufl* Compressor und unpaarer Flexor (längs und schräg), akzessorischer Compressor (*accp*) eine Strecke weit längs, (*fl*) paarige Flexoren quer und schräg getroffen. 100 : 1. 5 μ.

Fig. 22. Oviduct mit Receptaculum seminis und Bursa copulatrix von *Formica rufa* ♀. Medianer Längsschnitt (kombiniert). Das Receptaculum (*sk*) berührt das distale Ende der Begattungstasche (*bcop*). Der Samengang (*sg*) zieht ventralwärts zur Eileitertasche (*tf*), welche in den Oviduct (*ovd*) einmündet. *vag* Vagina. Neben dieser die Mündungen der Stacheldrüse (*stdr*), des Giftkanals (*gk*), des Enddarms (*rct*). 50 : 1. 10 μ.

Fig. 23. Querschnitt durch den Oviduct von *Formica sanguinea* ♀ in der Gegend der Eileitertasche (*tf*), deren seitliche Lappen zu beiden Seiten des Eileiters (*ovd*) getroffen sind. *m* Muskulatur. 50 : 1. 10 μ.

Fig. 24. Oviduct mit Receptaculum und Bursa copulatrix von *Camponotus ligniperdus* ♀. Medianer Längsschnitt (kombiniert). Von der Eileitertasche (*tf*) zieht der Samengang (*sg*) caudalwärts zur Kapsel (*sk*). Begattungstasche (*bcop*) kleiner als bei *Formica*. 50 : 1. 15 μ.

Fig. 25. Oviduct mit Receptaculum und Bursa copulatrix von

Lasius niger ♀. Medianer Längsschnitt, wie Fig. 22. Begattungstasche (*bcop*) kleiner als bei *Formica*. 80 : 1. 10 μ.

Fig. 26. Oviduct mit Receptaculum und Bursa copulatrix von *Myrmica rubida* ♀. Medianer Längsschnitt wie Fig. 22. 80 : 1. 10 μ.

Fig. 27. Receptaculum von *Formica rufa* ♀. Medianer Längsschnitt. *sk* Samenkapsel mit Epithelpolster (*epp*) und Chitinlamelle (*ch*). Samengang (*sg*) distal in der Region des Compressors (*cp*, quer) bauchig erweitert. Gegenüber dem Drüsenkanal (*drk*) die Chitinvorwölbung (*chl*). 200 : 1. 10 μ.

Fig. 28. Compressor des Samenganges von *Formica rufa* ♀, auf einem Schnitt derselben Serie wie Fig. 27 längs getroffen. Die Fasern konvergieren nach der Gegend der Chitinleiste. *dr* Anhangsdrüse. 200 : 1. 10 μ.

Fig. 29—32. Querschnitte durch den Samengang von *Formica pratensis* ♀. Fig. 29 zeigt den Ansatz der Compressorfasern (*cp*) an der Chitinmulde (*ch*). Der Schnitt Fig. 30 ist etwas proximal davon durch die weiteste Stelle des Samenganges gelegt, Fig. 31 durch das proximale Ende der erweiterten Region (*cp* letzte Compressorfaser), Fig. 32 gibt den Querschnitt des Kanals im proximalen Abschnitt. 300 : 1. 10 μ.

Tafel 3.

Fig. 33. Receptaculum von *Camponotus ligniperdus* ♀. Medianer Längsschnitt wie Fig. 27. 200 : 1. 10 μ.

Fig. 34. Compressor des Samenganges (*sg*) von *Camponotus ligniperdus* ♀, auf einem Schnitt derselben Serie wie Fig. 33 längs getroffen. Zahl der Fasern größer wie bei *Formica* (Fig. 28). 200 : 1. 10 μ.

Fig. 35. Receptaculum von *Lasius fuliginosus* ♀. Medianer Längsschnitt wie Fig. 27. 20 : 1. 10 μ.

Fig. 36. Compressor des Samenganges von *Lasius fuliginosus* ♀, auf einem Schnitt derselben Serie wie Fig. 35 längs getroffen, Anordnung in 2 Bündeln. Geringe Faserzahl. 200 : 1. 10 μ.

Fig. 37. Receptaculum von *Myrmica rubida* ♀. Medianer Längsschnitt. *cp* quergetroffener Compressor, chl_1 und chl_2 Muskelansatzleisten des Samenganges (*sg*). *drk* Drüsenkanal. *epp* Epithelpolster der Kapsel (*sk*). 200 : 1. 10 μ.

Fig. 38. Muskulatur des Samenganges von *Myrmica rubida* ♀, auf einem Schnitt derselben Serie wie Fig. 37 angeschnitten. *cp* Compressor. *fl* Flexor. *dr* Drüse. 200 : 1. 10 μ.

Fig. 39. Frontalschnitt durch das Receptaculum von *Myrmica rubida* ♀. Die Flexoren (*fl*) sind symmetrisch zu beiden Seiten des Samenganges (*sg*) längs getroffen und inserieren mit dem Compressor (*cp*) an der Chitinvorwölbung (chl_1). Die zweite Chitinleiste ist auf diesem Schnitte nicht getroffen. *epp* Epithelpolster der schräg angeschnittenen Kapsel (*sk*). 200 : 1. 10 μ.

Fig. 40. Oviduct mit rudimentärer Samentasche von *Myrmica rubida* ♀.

Medianer Längsschnitt. Orientierung hier und bei den folgenden Schnitten: Ovar oben, Vagina unten. *tf* Rest der Eileitertasche. *sg* Kanal. *sk* Kapsel. *drk* Drüsenkanäle. *bcop* Rest der Bursa copulatrix. 200 : 1. 10 μ.

Fig. 41. Rudimentäre Samentasche von *Myrmica rubida* ♀, bestehend aus Kapsel (*sk*), Gang (*sg*) und Drüsen, deren Kanäle (*drk*) auf dem Medianschnitt getroffen sind. 600 : 1. 10 μ.

Fig. 42. Oviduct von *Myrmica laevinodis* ♀. Längsschnitt, nicht median, daher ist das Receptaculum nicht getroffen. Dagegen enthält der Schnitt noch die Eileiterfalte (*tf*) und den Rest der Begattungstasche (*bcop*), welche die ganze Breite des Oviducts einnehmen, sowie einen der beiden paarigen Oviducte mit Eikelch (*eik*). 200 : 1. 10 μ.

Fig. 43. Drüsenrudiment (*dr*) mit Resten der Eileitertasche bei *Myrmica laevinodis* ♀. Samengang (*sg*) stark reduziert. 300 : 1. 10 μ.

Fig. 44. Oviduct von *Tapinoma erraticum* ♀. Längsschnitt. Ohne Anhänge, mit schwacher Muskulatur (*m*). Die Chitinisierung ist auf diesem und einigen der folgenden Schnitte, die an Puppen gemacht sind, mitunter noch nicht deutlich sichtbar. 200 : 1. 10 μ.

Fig. 45. Oviduct von *Leptothorax tuberum* ♀. Längsschnitt. Ohne Anhänge. *ov* Ovar. *eik* Eikelch. 200 : 1. 10 μ.

Fig. 46. Oviduct von *Camponotus ligniperdus* ♀. Nicht medianer Sagittalschnitt wie Fig. 42. 200 : 1. 10 μ.

Fig. 47. Oviduct mit Rudiment [Eileitertasche (*tf*), Samengang (*sg*) und Drüse (*dr*)] von *Camponotus ligniperdus* ♀. Medianer Längsschnitt. 200 : 1. 10 μ.

Fig. 48. Oviduct von *Camponotus ligniperdus* ♀. Längsschnitt. Ohne Anhänge. *m* Muskulatur. 50 : 1. 10 μ.

Fig. 49. Oviduct mit rudimentärer Samentasche von *Polyergus rufescens* ♀. Medianer Längsschnitt. *sk* Kapsel. *sg* Kanal. 200 : 1. 10 μ.

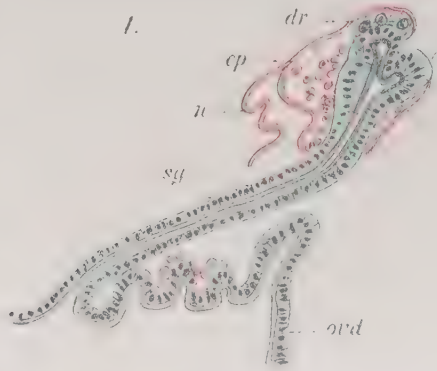
Fig. 50. Oviduct von *Formica truncicola* ♀. Längsschnitt. Ohne Anhänge. *y* Erweiterung des Lumens vor dem Übergang in die Vagina (*vag*). Ventraler Vorsprung. 90 : 1. 10 μ.

Fig. 51. Drüsenrudimente (*dr*) am Oviduct von *Formica pratensis* ♀. 300 : 1. 10 μ.

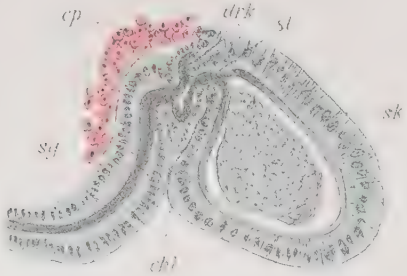
Fig. 52. Drüsenrudiment (*dr*) am Oviduct von *Formica pratensis* ♀. 300 : 1. 10 μ.

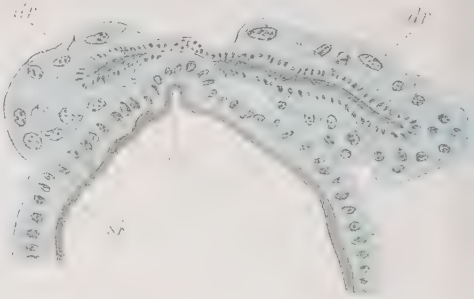
Fig. 53. Querschnitt durch den Eileiter von *Formica pratensis* ♀. *m* Muskulatur. Dorsoventrale Abplattung. 80 : 1. 10 μ.

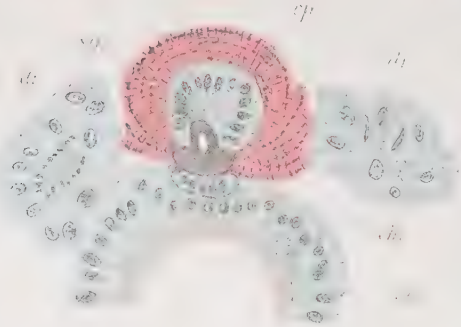
Fig. 54. Querschnitt durch den Eileiter von *Formica pratensis* ♀ in der Gegend des Epithelvorsprungs (*x*) (Fig. 50), etwas schräg. Ansatz eines Muskels des Stachelapparates (*m*). 80 : 1. 10 μ.

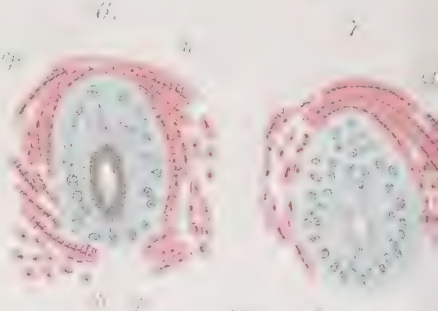

1.
dr
st
cp
n
sg
ovd

2.
ovd
sg
cp
kl
vag
ch


3.
cp
drk
st
sk
sg
ch1

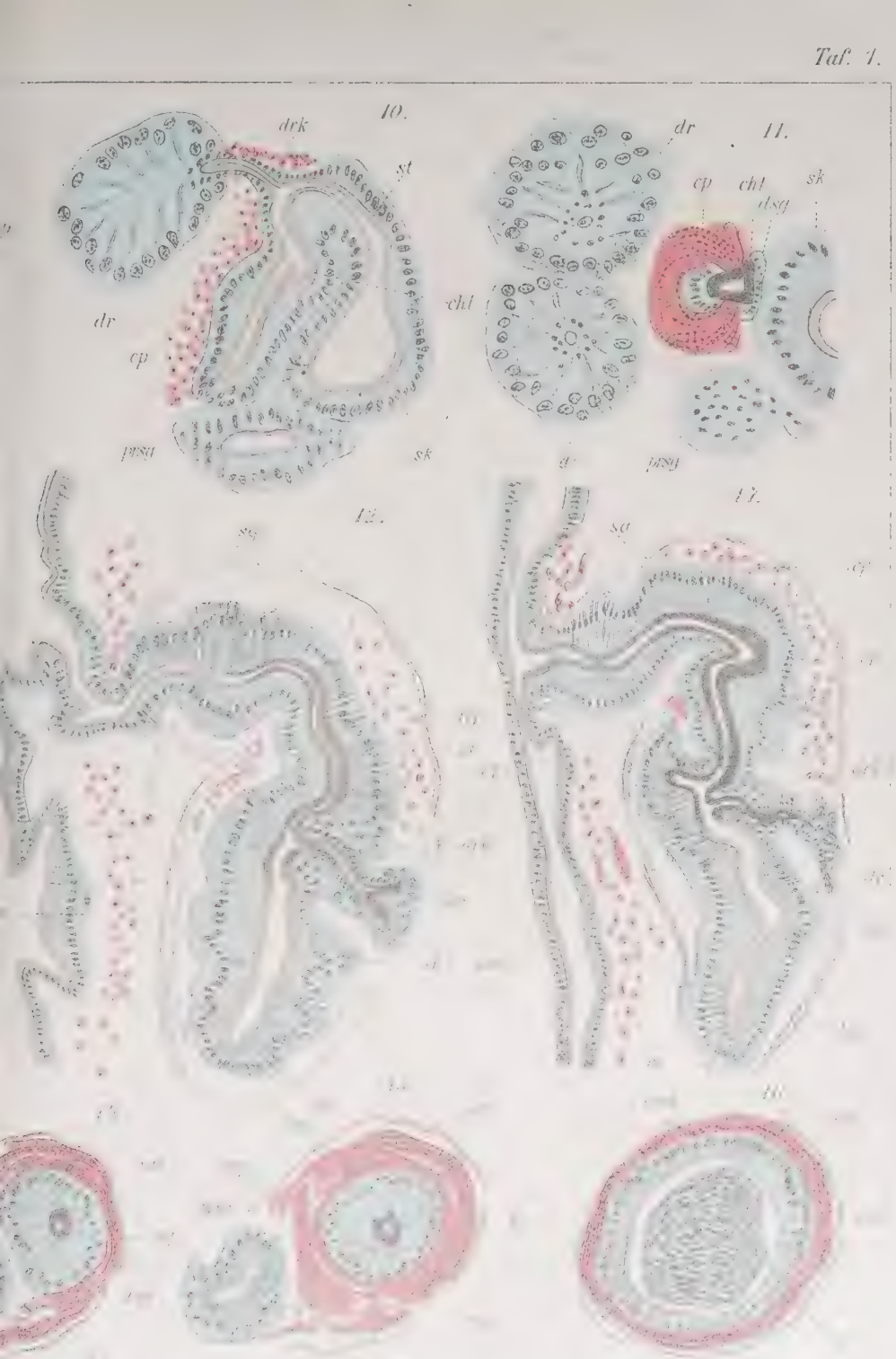

4.
dr
dr
sk


cp
sg
dr
ch

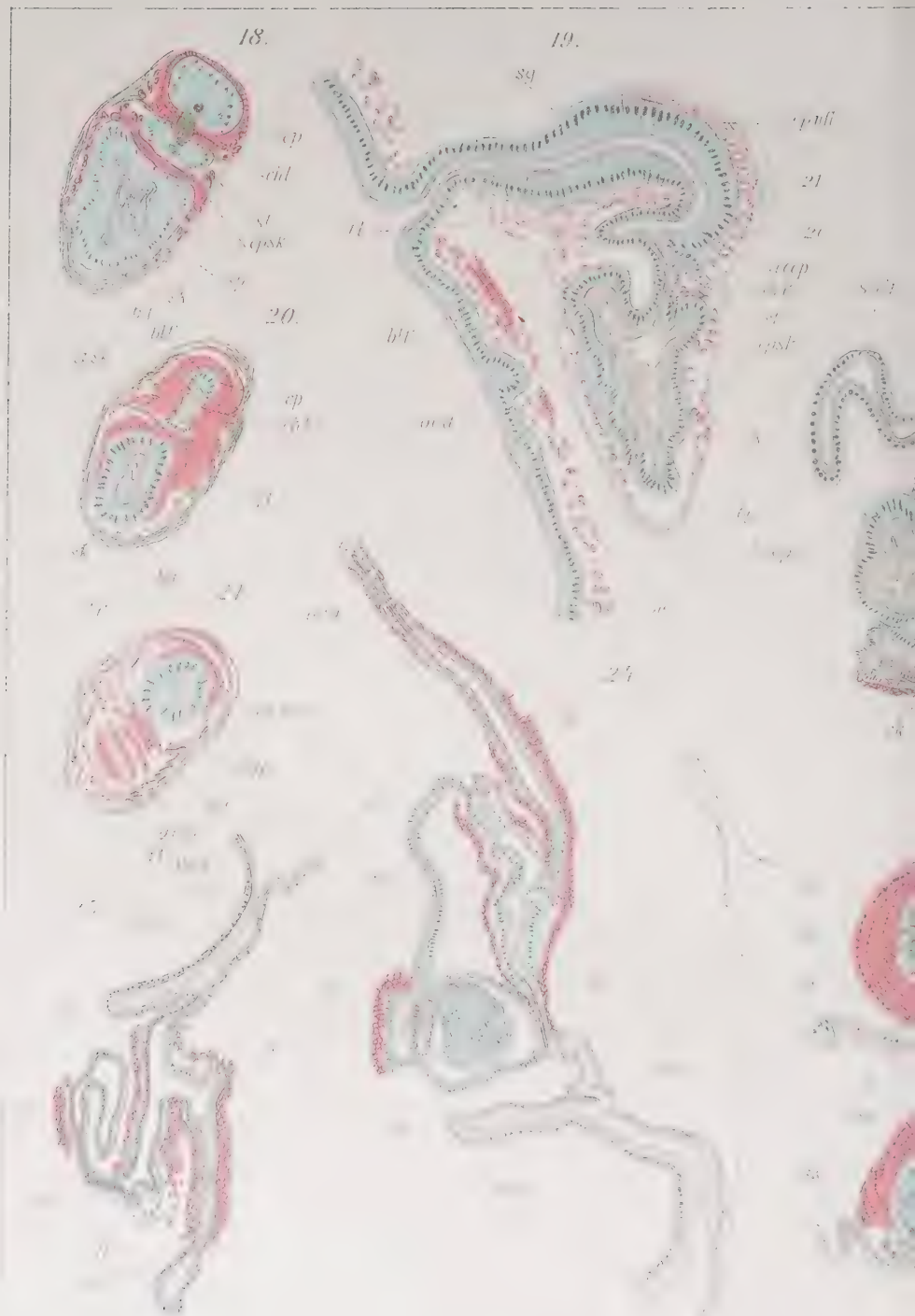

6.
7
cp
ch

8
9
10
ch

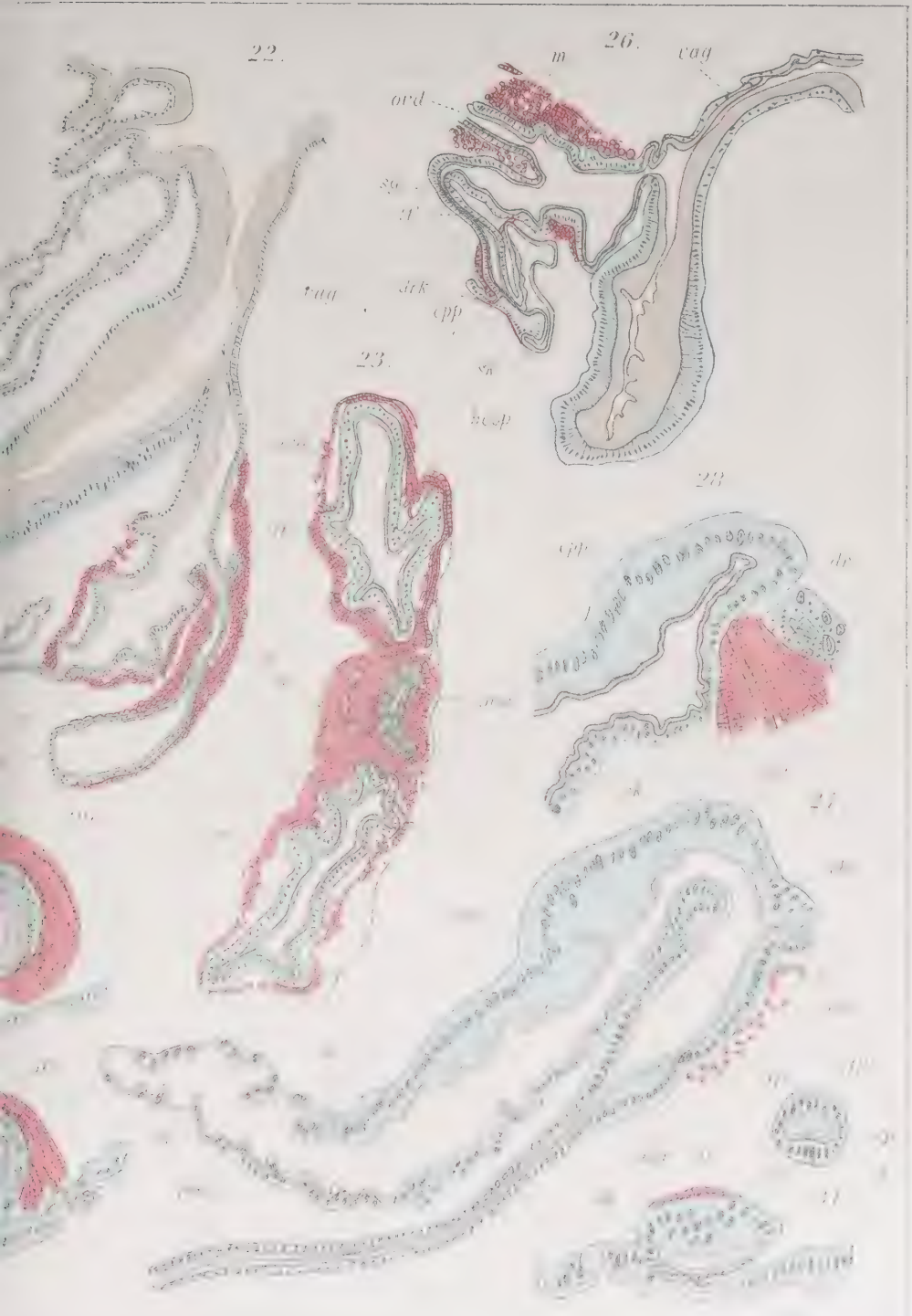
Verlag von G



...cher in Jena



Verlag von Gu


22.
26.
m
vag
ord
vag
dtk
epp
23.
28
epp
dr

37.
40.
44.
38
34.
35.
36.
33
39
prsg
chl2
dr
drk
st
cpp
n
sk
ovd
m
tt
sg
vag
cpp
chl

Verlag von

Lith. Anst. v. A. Giltsch, Jena.

G. Pätz'sche Buchdr. Lippert & Co. G. m. b. H., Naumburg a. d. S.